ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 69

10

ОКТЯБРЬ



«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1984

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

УДК 56 : 581 : 582.678.1 (477.75)

Н. В. Гурьев

ИНТЕРЕСНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ СЕМЕЙСТВА LAURACEAE СРЕДНЕСАРМАТСКОЙ ФЛОРЫ ОКРЕСТНОСТЕЙ ГОРОДА КРЫМСКА (СЕВЕРНЫЙ КАВКАЗ)

N. V. GURYEV. SOME INTERESTING REPRESENTATIVES OF THE FAMILY *LAURACEAE* FROM THE MIDDLE SARMATIAN OF THE TOWN KRYMSK VICINITY (NORTHERN CAUCASUS)

Подробно описаны *Persea pliocenica* и *Ocotea pashkovii* sp. nov., происходящие из среднесарматских отложений окрестностей г. Крымска (Северный Кавказ). Первый вид по признакам жилкования листа близок к современному виду *Persea indica* Канарских островов. Новый вид *Ocotea pashkovii* по деталям жилкования и особенностям строения эпидермы близок *O. foetens* (Канарские острова) и некоторым южно-американским видам рода *Ocotea*.

Кавказ на протяжении многих десятилетий привлекает внимание палеоботаников. Изученность ископаемой флоры этой горной страны остается, однако, недостаточной, и это особенно относится к Северному Кавказу. Изучение сарматской флоры окрестностей г. Крымска, начатое в 60-х годах Г. Д. Пашковым, помогает восполнить этот пробел.

Поиски ископаемой флоры, предпринятые Пашковым в 50-х годах по совету геолога И. А. Шамрая, встречавшего в этих местах отпечатки растений хорошей сохранности, но не сделавшего никаких сборов, увенчались в 1959 г. находкой богатого и своеобразного ископаемого комплекса. В течение нескольких лет Пашков собрал из одной и той же точки (по его устному сообщению), расположенной в 6 км к востоку от г. Крымска, большую коллекцию отпечатков листьев (более 1000 образцов).

Остатки растений в виде отпечатков с хорошо сохранившимися деталями жилкования, а зачастую и фитолеймами находятся в данном месте в выходящих на дневную поверхность глинах, содержащих большое количество створок диатомовых и перемежающихся прослойками аргиллитов и алевролитов (Пашков, 1965).

На основании анализа фауны, известной по остаткам моллюсков, собранных вместе с остатками растений (*Mediola sarmatica* Gat., *Tapes vitalianus* d'Orb., *Cryptomactra pseudotellina* Andrus., *C. brevicaudata* Volk., *Trochus prolixous* Volk.), Н. С. Волкова заключила, что эти отложения принадлежат криптомактровой толще и, вне сомнения, к нижней части среднего сармата (Пашков, 1965 : 1068).

Пашков (1965, 1967, 1968, 1973) дает подробные описания и изображения 9 видов флоры Крымска: *Magnolia dianae* Ung., *M. subdelavayi* Pashk., *M. vittae* Kolak., *Rapanea caucasica* Pashk., *R. cubanensis* Pashk., *Sargassum caucasicum* Pashk., *Smilax aspera* L., *S. grandifolia* (Ung.) Heer, *Viscum album* L. fossilis. Кроме того, в этих же работах, а также работах 1963 и 1964 гг. он указал на присутствие в этой флоре *Cinnamomum buchii* Heer, *C. cinnamomeum* (Rossm.) Hollik, *C. lanceolatum* Heer, *C. marginatum* Kolak. et Schakr., *C. rossmaessleri* Heer, *C. subrotundum* Heer, *Laurus nobilis* L., *L. pliocenica* (Sap. et Marion) Kolak., вида рода *Persea*, близкого к *P. indica* (L.) Spreng., *Litsea* типа *L. confertifolia* Meissn., *Sapindus*, *Berchemia*, *Diospyros*, из голосеменных растений *Pinus* и *Libocedrus salicornioides* (Ung.) Heer, водоросли рода *Cystoseira*.

В 1976—1978 гг. на кафедре ботаники Ростовского государственного университета я под руководством Пашкова провел исследование кутикул многочислен-

ных лавровых флоры Крымска, в результате которого установил новый вид *Ocotea pashkovii* Guryev, описываемый ниже.

Обширная коллекция из Крымска, в значительной степени уже отпрепарированная, любезно передана Пашковым в лабораторию палеоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (колл. № 1643—1647).

После просмотра и систематизации этой коллекции, доставленной в Ленинград в 1981—1982 гг., удалось выявить несколько неполных образцов хорошей сохранности, принадлежность которых к *Persea pliocenica* (Laurent et Marty) Kolak. не вызывает сомнений.

Изучение *Ocotea pashkovii* и *Persea pliocenica* из среднесарматских отложений окрестностей г. Крымска на Северном Кавказе дает возможность сделать некоторые выводы.

P. pliocenica, представленная во флоре Крымска значительным количеством более или менее фрагментарных отпечатков и выступавшая, по-видимому, в роли важного компонента наряду с видами родов *Cinnamomum* и *Rapanea* (Пашков, 1965), является элементом, сближающим эту флору с флорами Закавказья: сарматской (по: Узнадзе и Цагарели, 1979), флорой Годердзского перевала, сарматскими флорами Гвады, Мугудзырхвы и Бармыша, понтической флорой Кодора, киммерийской флорой Дуаба. Обилие *Persea pliocenica* и размеры ее листьев можно расценить как указание на то, что в районе г. Крымска во время отложения флороносной пачки климатические условия в какой-то мере приближались к условиям произрастания современной *P. indica*, распространенной вместе с *Ocotea foetens* и другими видами в поясе лавровых лесов на Канарских островах на высоте 700—1600 м над ур. м. По Г. Т. Селянинову (1937), климат этих мест (Ла-Лагуна) характеризуется следующими показателями: температура наиболее холодного месяца — февраля — 12.8, самого теплого августа — 22, средняя минимальная — 3.4, а средняя максимальная — 40.9 °С. Максимум осадков приходится на холодное время года (декабрь — 13 см). Годовое количество осадков — 590 мм (Ла-Лагуна). Однако, согласно F. Børgesen (1924), уже в 4—5 милях (Лас-Мерседес) количество осадков намного больше из-за обилия туманов и облаков.

О роли *O. pashkovii* во флоре Крымска невозможно судить по единственному образцу, но очевидно, что присутствие этого вида подчеркивает связь с современной флорой Канарских островов.

Близость *O. pashkovii* к видам рода *Laurophyllum* из миоцена Центральной Европы свидетельствует о сходстве миоценовой флоры этого района и флоры Западного Предкавказья.

Наличие *Ocotea pashkovii* и *Persea pliocenica* во флоре Крымска наряду с другими данными говорит о сходстве флоры и климатических условий северо-западной оконечности Кавказского острова в среднем сармате и его юго-западного склона, что, вероятно, обеспечивалось влиянием моря. В то же время влияние Южно-Русской суши было менее значительным.

Ниже даются описания нового вида рода *Ocotea* и *Persea pliocenica* из флоры Крымска.

Lauraceae

Persea Mill.

В роде *Persea* насчитывают от 100 до 300 видов, распространенных в тропических и субтропических областях Южной и Центральной Америки. Известный специалист по систематике лавровых A. Kostermans относит к роду *Persea* азиатский род *Machilus*, указывая на недостаточность признаков, положенных прежде в основу разделения этих родов (географическое распространение, продолжительность сохранения околоцветника — Kostermans, 1957, 1962). В одной из своих последующих статей Kostermans (1973), однако, пишет, что *Alseodaphne* и *Notaphoebe* можно рассматривать в качестве самостоятельных родов, близких к роду *Persea*. Очевидным представляется указание L. Kopp (1966) на необходимость более глубокого изучения этих родов для выяснения их родственных связей.

Kostermans отмечает, что род *Persea* (включая *Machilus*) хорошо отличается в вегетативном состоянии от других родов по характерному желобку на верхней стороне главной жилки листа. Этот признак, однако, встречается у видов рода *Phoebe* — самого близкого родственника рода *Persea* (Kostermans, 1962 : 190). Согласно Корр (1966), у американских видов рода угол отхождения боковых жилок в средней части листа является довольно устойчивым признаком.

Persea pliocenica (Laurent et Marty) Kolak.

(рис. 1, *1—4*; рис. 2, *1—5*; *7—11* — см. вклейки)

P. pliocenica (Laurent et Marty) Kolak., Колаковский, 1957, Тр. Сух. бот. сада, 10 : 277, табл. 17, рис. 1; он же, 1964, Сух. бот. сад. Моногр. 1 : 111, табл. 42, фиг. 5; он же, 1973, Каталог ископ. раст. Кавказа, 1 : 175; Имханицкая, 1974, Ископ. цветк. раст. СССР, 1 : 21, табл. 8, фиг. 6, табл. 9, фиг. 3; рис. 7, *1*, *2*. — *P. indica* (L.) Spreng. *pliocenica* Laurent et Marty, 1904—1905, Ann. Mus. Hist. Nat. (Marseille), Géol., 9, 1 : 152, fig. 26.

Листья удлиненно-яйцевидной формы. Наиболее широкая часть пластинки находится в нижней половине листа. Длина от 9 до 12.5, ширина — 4—5 см. Черешок около 1.5 см дл. (рис. 2, *5*). Верхушка не сохранилась. Основание листа клиновидное (рис. 2, *2*, *3*). Край листа цельный, утолщенный, в некоторых местах слегка волнистый. Главная жилка прямая, у основания листовой пластинки 2—3 мм в диам. Вторичные жилки, соединяясь друг с другом, образуют петли близ края пластинки. Угол отхождения вторичных жилок в средней части пластинки 45—60, в нижней части — 50—70°. Число их 8—12 пар. Жилки третьего порядка частые (5—8 на 1 см). Их угол отхождения 60—90°. Ячейки, образованные жилками последних порядков, по большей части правильно 4—5-угольные. На 1 см их 20—30.

Значительное количество ископаемого материала позволяет сделать некоторые замечания по поводу изменчивости признаков листа *P. pliocenica* флоры Крымска. Среди менее изменчивых признаков форма листа, форма основания, особенности жилкования в нижней части листа (больший, чем в средней части листа, угол отхождения вторичных жилок) и верхней его части (вторичные жилки дают сильные ответвления и иногда принимают извилистую форму, угол отхождения их меньше — около 40°), форма ячеек. Большей изменчивости подвержены количественные признаки: число вторичных жилок, число жилок третьего порядка на 1 см, число ячеек на 1 см.

Жилкованию листьев этого ископаемого вида свойственна значительная изменчивость, что характерно и для современного вида *P. indica*, который представляется наиболее близким к экземплярам *P. pliocenica* из Крымска. На это последнее обстоятельство указывал Пашков (1963). Листья *P. indica* подобно листьям *P. pliocenica* из Крымска имеют вторичные жилки с сильными ответвлениями в верхней части и нередко приобретают извилистость (рис. 2, *6*, *12*). В нижней части листовой пластинки имеются интеркалярные жилки, примерно вдвое короче вторичных. Сеть жилкования последних порядков очень сходна у обоих видов, но у *P. indica* ячейки несколько крупнее (около 20 на 1 см), а угол отхождения жилок всех порядков несколько меньший (вторичные жилки отходят под углом 40—50°), наконец, угол отхождения третичных жилок более изменчив, чем у ископаемого вида. Изученные экземпляры из Крымска очень сходны с *P. pliocenica* из сарматских флор Абхазии (Колаковский, Шакрыл, 1976: табл. XIII, рис. 1, 2). Так, например, рисунок листа с абхазского образца МБ-1-511 весьма сходен с крымским образцом (рис. 1, *1*), но размеры листа абхазского образца несколько больше, угол отхождения его вторичных жилок более постоянен, разветвление их происходит ближе к краю пластинки листа и общее число боковых жилок меньше — 8—13. Третичные жилки у него располагаются реже, чем у крымских образцов 671, 437.

P. pliocenica флоры Годердзи (Тахтаджян, 1963: табл. IV, фиг. *3*) несколько отличается от исследованных мною образцов формой листа, более близкой к *P. indica*, и не имеет сохранившихся деталей тонкого жилкования. При наличии более узкого основания этот лист по особенностям жилкования в нижней

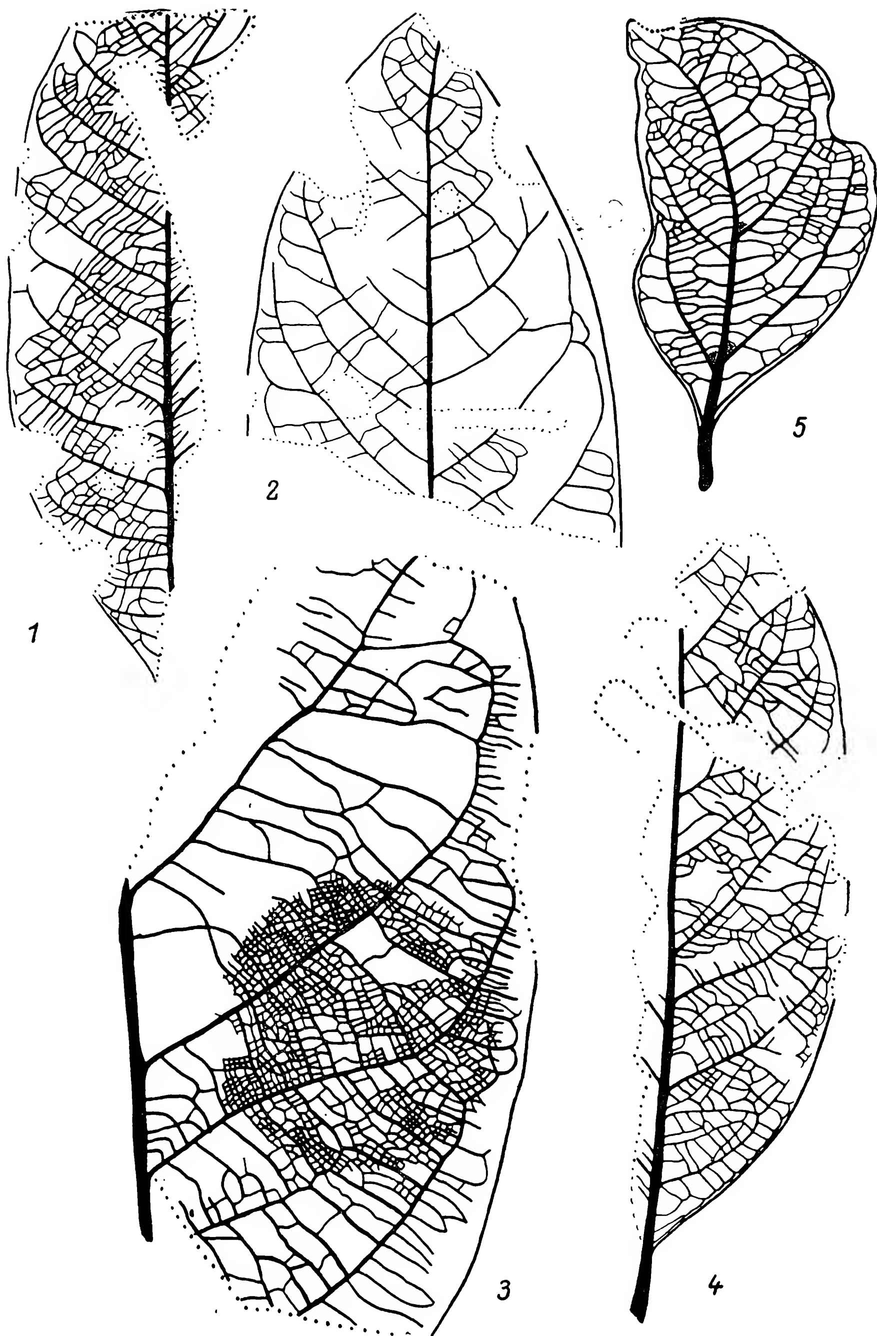


Рис. 1. *Persea pliocenica* (*1—4*) и *Ocotea pashkovii* (*5*).

1 — обр. 671; *2* — обр. 448; *3* — обр. 88, ×1.8; *4* — обр. 706; *5* — обр. 800.

его части близок к исследованным мною. Приводимые М. Д. Узнадзе и Е. А. Цагарели (1979: табл. XX, фиг. *2*, *3*) фотографии двух отпечатков листьев по деталям жилкования отличаются от отпечатков из Крымска лишь несколько более плавным изгибом боковых жилок.

Наибольшее сходство изученные экземпляры из Крымска имеют с типом вида из плиоцена Мугюдо, который совмещает в себе признаки, в неравной степени выраженные на образцах 706, 671, 88. Наибольшее совпадение наблюдается в особенностях вторичного жилкования. Жилки третьего порядка сбли-

жены и у одного, и у другого. В обоих случаях четко выражена мелкая сеть жилкования.

Исследованные образцы: 88, 88а, 139, 437, 448, 451, 671, 706, 839.

Ocotea Aubl.

Род *Ocotea* относится к трибе *Cinnamomeae* подсем. *Lauroideae.* В этом роде до 300 видов деревьев и кустарников, большинство которых распространено в тропиках и субтропиках Южной Америки. Среди немногих представителей Старого Света наибольший интерес вызывает *Ocotea foetens* (Ait.) Baill., произрастающая на Канарских островах в составе реликтовых лавровых лесов, в прошлом широко распространенных на территории Древнего Средиземноморья.

Присутствие в миоценовых флорах Кавказа и Европы видов, близких к *O. foetens*, как правило, хорошо подтверждается данными кутикулярного анализа. Своеобразный устьичный аппарат в совокупности с другими признаками эпидермы и морфологии листовой пластинки служит довольно надежным систематическим признаком. Хорошая сохранность в ископаемом состоянии обусловлена наличием толстой кутикулы.

Ocotea pashkovii Guryev sp. nov.

(рис. 1, *5*; 3, *1—8* — см. вклейку)

Описание. Длина листовой пластинки 55, ширина — 35 мм. Форма листа асимметрично-яйцевидная. Основание клиновидное. Верхушка слегка вытянута. Край листа цельный, утолщенный, слегка завернутый. Черешок толстый, 2—3 мм толщ., немного изогнутый. Жилкование камптодромно-брохидодромного типа. Главная жилка толстая, постепенно утончающаяся к верхушке листа. Кроме базальных, четко различимы 3 пары вторичных жилок, отходящих от главной почти супротивно под углом 40—50°. Вторичные жилки петлевидно соединяются с последующей парой на расстоянии около 2—3 мм от края листа. Базальные жилки отходят от главной на расстоянии 8 мм от основания листовой пластинки и доходят по меньшей мере до середины листовой пластинки. Интеркалярные жилки варьируют по длине от 1 до 2 см. Жилки третьего порядка отходят от вторичных под углом от 45 до 90° в различных частях листа, 2—4 на 1 см. Жилки второго и третьего порядков в местах их разветвления и образования петель у края листа почти прямые. Ячейки, образованные жилками последних порядков, имеют неправильную многоугольную форму. Число ячеек 23—37 на 1 см. Жилки последних порядков сильно варьируют по толщине, и это усложняет тип ячеистости.

Верхняя эпидерма сложена клетками удлиненной формы с контурами, варьирующими от лопастных до амебоидных. Стенки имеют характерные четковидные утолщения, выраженные в различной степени. Надсосудистые участки выделяются слабо. Клетки этих участков более вытянуты, стенки их имеют несколько более мелкую волнистость, чем основные клетки эпидермы. Устьица встречаются довольно часто; устьичный аппарат парацитного или реже аномоцитного типа, дифференцирован в меньшей степени, чем на нижней эпидерме. Размеры основных клеток и устьиц как верхней, так и нижней эпидермы примерно равны.

Нижняя эпидерма. Ячейки, соответствующие жилкам последних порядков, выражены слабо, имеют непостоянную форму с прямыми контурами, размеры 230×400 мкм. Клетки полей ячеек удлиненно-эллиптические, с амебоидными контурами, размеры 22×30 мкм. Стенки имеют неравномерные утолщения. Надсосудистые клетки удлиненно-эллиптические, с более прямыми стенками, их размеры 12×31 мкм, число рядов в среднем равно 2—4. Устьичный аппарат парацитного типа, неправильной формы, размеры 51×66 мкм. Устьица почти округлые, около 21 мкм в диам., более или менее равномерно распределены в ячейках, в среднем по 25. Устьичные выступы узкие, всегда более или менее дугообразно изогнуты; размеры образуемой ими фигуры 14×10 мкм. Большинство устьиц окружено 4 клетками (61 устьице из 115), тогда как у близких по строению эпидермы современных видов — 5 клетками. Особенности

устьиц хорошо видны на микрофотографиях, полученных с помощью сканирующего микроскопа (рис. 3, *7—8*).

Голотип: отпечаток листа на обр. 800 и препарат кутикулы с обр. 800, средний сармат окрестностей г. Крымска.

Сравнение. Из современных видов рода *Ocotea* по строению нижней эпидермы к *O. pashkovii* очень близки *O. foetens* (Ait.) Baill., *O. laxa* (Nees) Pax, *O. sassafras* (Meissn.) Mez, *O. fasciculata* (Nees) Mez и некоторые другие виды, хотя особенности отдельных структур иногда различны. Наиболее близкая по всем признакам *O. foetens* имеет эпидерму с более тонкостенными клетками, и стенки их не обладают такой степенью извилистости, прямые и не имеют утолщений. Интеркалярные жилки у этого вида выражены еще слабее, чем у *O. pashkovii*, жилки третьего порядка современного вида более редкие. Характерным признаком *O. foetens* является более или менее прямой угол разветвления жилок последних порядков. В местах образования петель жилки второго и более высоких порядков между разветвлениями прямые. Ячейки крупнее, чем у ископаемого, их 10—20 на 1 см. Тип ячеистости более правильный.

Два вида рода *Ocotea* из сармата Абхазии — *O. givulescui* Kolak. et Schakr. и *O. curviparia* Kolak. et Schakr. (Шакрыл, 1972) — довольно близки к *O. pashkovii*. При этом первый вид отличается более узкими листьями циннамомоидного типа, формой клеток верхней и нижней эпидермы. Строение эпидермы второго вида ближе к *O. pashkovii*, однако базальные жилки у него не выражены. У обоих абхазских видов устьица окружены большим числом побочных клеток. Форма и жилкование их листьев значительно отличаются от голотипа *O. pashkovii*.

Ископаемые виды, относимые рядом исследователей к роду *Laurophyllum*, оказываются еще более сходными по строению эпидермы с *O. pashkovii*, но, как и в случае с современными, рассмотренными выше, некоторые различия с ним имеются в жилковании листа.

Происходящий из миоцена Градеца *Laurophyllum hradekense* Kvaček et Bůžek довольно значительно отличается от *Ocotea pashkovii* формой основных клеток эпидермы, большей прямизной их стенок, наличием оснований волосков (Kvaček, Bůžek, 1966, Taf. 2, fig. 2, 3; Taf. 4, fig. 5, 6), которые у образца 800 крайне редки. Как отмечают авторы, этот вид очень близок к *O. foetens*. Эпидерма найденного в тех же отложениях *Laurophyllum pseudoprinceps* Weyl. et Kilpp (Kvaček, 1971, pl. I, fig. 4, 5; pl. III, fig. 3-5; pl. IV, fig. 1—6) очень близка эпидерме вида из Крымска, однако форма листовой пластинки и жилкование этих видов значительно различаются.

Сходная с *L. pseudoprinceps* ископаемая форма детально описана D. Ferguson (1971) и обозначена им как «таксон XXI». Нижняя эпидерма образца Utrecht 3668 данного таксона из Крейцау в особенности по строению устьиц очень близка этим признакам у образца 800. Устьица у этих двух таксонов присутствуют на обеих сторонах листа. Среди отличительных признаков — бóльшая вытянутость устьичных выступов и бóльшая округлость апертуры устьица у образца из Крейцау. Различия по форме листа и жилкованию более значительны.

Описанные из понта Пицунды *Laurophyllum* sp. 1 и *Laurophyllum* sp. 2, как отмечают А. А. Колаковский и А. К. Шакрыл (Колаковский, 1962), очень сходны с некоторыми современными американскими видами рода *Ocotea*. Очень близкие друг к другу и к *O. pashkovii* эти лаврофиллумы все же отличаются от образца 800 строением листовой пластинки и устьичными выступами — более широкими и длинными, так что образуемая этими выростами фигура по размерам приближается к размерам самого устьица.

Исследованный образец: 800 (колл. 1643, БИН АН СССР).

Имеющаяся комбинация признаков не позволяет отнести отпечаток и кутикулу с образца 800 ни к одному известному современному или ископаемому виду, что и послужило основанием для выделения нового вида.

Автор признателен С. Г. Жилину и И. А. Ильинской за ценные советы при написании статьи. Особенно благодарен автор Г. Д. Пашкову за предоставление столь обширного и поистине уникального материала.

ЛИТЕРАТУРА

Колаковский А. А. Понтическая флора Пицунды. — Тр. Сух. бот. сада, 1962, т. 14, с. 37—57. — *Колаковский А. А., Шакрыл А. К.* Сарматские флоры Абхазии. — Тр. Сух. бот. сада, 1976, т. 22, с. 98—148. — *Пашков Г. Д.* Лавровые в сарматской флоре Западного Предкавказья. — РГУ. Научные сообщения за 1962 г., 1963, с. 242—243. — *Пашков Г. Д.* Лавровые и мирзиновые в сарматской флоре Западного Предкавказья. — Тез. докл. II Моск. совещ. по филогении раст.: МОИП, 1964, с. 48—49. — *Пашков Г. Д.* Находки новых растений сарматской флоры Западного Предкавказья. — Бот. журн., 1965, т. 50, № 8, с. 1068—1077. — *Пашков Г. Д.* Бурые водоросли в сарматских отложениях. — В кн.: Ископаемые водоросли СССР. М.: Наука, 1967, с. 70—75. — *Пашков Г. Д.* Виды *Smilax* в сарматской флоре района города Крымска (Западное Предкавказье). — В кн.: Ботанические исследования. Изд-во РГУ, 1968, с. 11—17. — *Пашков Г. Д.* Ископаемые виды рода *Magnolia* в сарматских отложениях Западного Предкавказья. — Изв. Сев.-Кав. научн. центра высшей школы, сер. естеств. наук, 1973, № 3, с. 35—37. — *Селянинов Г. Т.* Мировой агроклиматический справочник. М.; Л., 1937. 419 с. — *Тахтаджян А. Л.* Неогеновая флора Годердзского перевала, ч. 1. — Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. Палеоботаника, т. 4, 1963, с. 189—204. — *Узнадзе М. Д., Цагарели Е. А.* Сарматская флора ущелья реки Дзиндза. — Тр. Геол. инст. АН ГССР, нов. сер., 1979, вып. 64. 126 с. — *Шакрыл А. К.* Представители рода *Ocotea* в сармате Абхазии. — Сообщ. АН ГССР, 1972, т. 65, № 2, с. 501—504. — *Børgesen F.* Contributions to the knowledge of the vegetation of the Canary islands. København, 1924, p. 285—398. — *Ferguson D. K.* The Miocene Flora of Kreuzau Western Germany. 1. The leaf-remains. — Tweede reeks, 1971, vol. 60, N 1. 297 p. — *Kopp L. E.* A taxonomic revision of the genus *Persea* in Western Hemisphere. — Mem. New York Bot. Gard., 1966, vol. 14, N 1. 117 p. — *Kostermans A. J. G. H.* *Lauraceae.* — Reinwardtia, 1957, vol. 4, p. 2, p. 193—256. — *Kostermans A. J. G. H.* The asiatic species of *Persea* Miller (*Lauraceae*). — Reinwardtia, 1962, vol. 6, pt 2, p. 189—194. — *Kostermans A. J. G. H.* A synopsis of *Alseodaphne* Nees (*Lauraceae*). — Candollea, 1973, vol. 28, N 1, p. 93—136. — *Kvaček Z.* Fossil *Lauraceae* in stratigraphy of the North-Bohemian Tertiary. — Sb. Geol. Ved., 1971, rada P, t. 13, p. 47—86. — *Kvaček Z., Bůžek Č.* Einige interessante *Lauraceen* Nordböhmischen Tertiärs. — Vestn. UUG, 1966, roc. 41, p. 291—294.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 12 III 1984.

SUMMARY

Persea pliocenica and *Ocotea pashkovii* come from the Middle Sarmatian clay near the town of Krymsk. The conchofauna found together with the leaf remains is a tangible proof of the fossil complex belonging to the Criptomactra horizon. The remains of the two species described and analized, close relationship with recent *Persea indica* and *Ocotea foetens* became evident. The assignment of *Ocotea pashkovii* was based on both gross morphology and cuticular analysis, the latter emphasizing an affinity between this species and *Laurophyllum* species of Abchasia and the Central Europe as well as certain recent *Ocoteas*. The composition of both now and previously studied species (*Rapanea*, *Magnolia*, *Viscum*, *Smilax*; *Ilex*, *Myrica* etc.) would also refer to the Canary Islands flora which implies a West-Mediterranean type of climate.

УДК 581.3 : 582.717.6

О. П. Камелина

К ЭМБРИОЛОГИИ РОДА *ESCALLONIA* (*ESCALLONIACEAE*)

O. P. KAMELINA. TO THE EMBRYOLOGY OF THE GENUS *ESCALLONIA* (*ESCALLONIACEAE*)

Для сем. *Escalloniaceae* впервые описано развитие пыльника и пыльцевого зерна на примере *Escallonia rubra*. Пыльник 4-гнездный, стенка его формируется центробежно по типу двудольных с дополнительными делениями в отдельных слоях и состоит из эпидермы, эндотеция, 2—3 средних слоев и нерегулярно утолщенного секреторного тапетума. Характерен четко выраженный гетероморфизм тапетума. Микроспорогенез симультанный, зрелые пыльцевые зерна 2-клеточные. Более детально и полно, чем было известно в литературе, описано развитие семяпочки и зародышевого мешка. В их строении выявлены специфические черты. Впервые описаны двойное оплодотворение, идущее по премитотическому типу, и ранние фазы развития целлюлярного эндосперма. Анализ и оценка эмбриологических признаков говорят о высокой степени специализации и значительной эволюционной продвинутости рода *Escallonia*.

Сем. *Escalloniaceae* принадлежит к числу эмбриологически недостаточно изученных (Davis, 1966; Поддубная-Арнольди, 1982). Составляя эмбриологическую характеристику этого семейства для «Сравнительной эмбриологии цветковых растений», мы обнаружили, что в немногочисленных литературных источниках по роду *Escallonia* имеются лишь краткие и фрагментарные сведения о строении семяпочки, мегаспорогенезе и зародышевом мешке (Jönsson, 1879, 1880; Warming, 1913; Dahlgren, 1927; Mauritzon, 1933). Поскольку этих данных было недостаточно, а в последние годы не появились работы, дополняющие эмбриологию этого рода и семейства, мы провели детальное исследование развития мужских и женских эмбриональных структур, процесса оплодотворения и эндоспермогенеза у *E. rubra* и частично у *E. macrantha*.

Всестороннее изучение представителей сем. *Escalloniaceae* важно и необходимо для уточнения положения как самого семейства, так и отдельных его родов в филогенетической системе покрытосеменных (Takhtajan, 1980).

Результаты нашего исследования приведены в настоящей статье и войдут в том III «Сравнительной эмбриологии цветковых растений».

Материал и методика

Исследуемые виды — *Escallonia rubra* эскаллония красная и *E. macrantha* эскаллония крупноцветковая — вечнозеленые кустарники с кожистыми зубчатыми листьями. Очень декоративны во время цветения, когда куст сплошь покрывается мелкими красными цветками. Чашечка сросшаяся, ширококолокольчатая, с 5 зубцами. Цветок трубчато-сложенный, лепестков 5, ложковидных, свободных, с длинным ноготком; тычинок 5, свободных, с длинными прямыми нитями и стреловидными пыльниками, прикрепленными в центре спинки. Завязь полунижняя, с очень длинным изогнутым столбиком и едва заметно лопастным рыльцем. Плод — коробочка. Родина — Южная Америка.

Материал для исследования по *E. rubra* собран в условиях интродукции в Никитском ботаническом саду, где она обильно цветет, но очень слабо плодоносит, частично — в 1981 г. З. И. Никитичевой и более полно — в 1982 г. И. А. Ругузовым. Материал по *E. macrantha* любезно предоставлен А. Л. Тахтаджяном.

Фиксировали цветочные почки, бутоны разной величины, цветки и завязи в FAA. Обработку материала проводили по общепринятой методике. Микротомные срезы делали толщиной от 5 до 12 мкм. Окрашивали с применением реакции Фёльгена и подкраской гематоксилином Эрлиха или алциановым синим и тройной окраской по Картису.

Результаты исследования

Пыльник и пыльцевое зерно. Пыльники у видов рода *Escallonia* — 4-гнездные, 2-тековые, с массивным выступающим связником (рис. 1, *7*, *8*, *12*). Перед самым вскрытием пыльника гнезда в теках попарно объединяются из-за разрушения перегородки между ними. Вскрываются пыльники продольной щелью, интрорзно, при этом их стенки разворачиваются (рис. 1, *14*). Развитие пыльников мы проследили от самых ранних стадий до зрелости.

Формирование стенки пыльника происходит в премейотический период. В меристематическом бугорке будущего гнезда пыльника под эпидермой закладываются 3—5 (на поперечном срезе) археспориальных клеток, отличающихся более крупными ядрами и плотной цитоплазмой (рис. 1, *1*). Один-два слоя активной меристемы, прилегающих к археспорию, — будущая внутренняя часть тапетума — дифференцируются с началом деления археспория. Клетки археспория, делясь периклинально, образуют 2 функционально отличающихся друг от друга слоя — первичный париетальный, формирующий стенку пыльника, и спорогенный, образующий массивную спорогенную ткань (рис. 1, *1*, *2*). Первичный париетальный слой делится периклинально на 2 слоя — вторичный париетальный и тапетум (рис. 1, *3*); вторичный париетальный слой в свою очередь делится периклинально, образуя эндотеций и средний слой (рис. 1, *4*). В отдельных клетках тапетума проходят и антиклинальные, и периклинальные деления, увеличивающие и число клеток в слое, и число слоев, так что тапетум становится нерегулярно 2-слойным (рис. 1, *4—6*), а в некоторых гнездах наблюдается местами и до 3 слоев тапетума. В среднем слое также проходят периклинальные деления, в результате чего образуются 2, а иногда и 3 средних слоя, которые также нерегулярны на всем протяжении (рис. 1, *6*, *9*). Таким образом, формирование стенки пыльника у *E. rubra* происходит центробежно, по двудольному (Davis, 1966), но осложненному дополнительными делениями типу.

Сформированная стенка пыльника состоит из эпидермы, эндотеция, 2 (3) средних слоев и нерегулярно-утолщенного тапетума. Формирование стенки завершается к началу мейоза, в мейотический и постмейотический периоды развития пыльника происходят дифференциация и специализация ее слоев.

Эпидерма — поверхностный слой, окружающий весь пыльник, деления в ней происходят только антиклинально. На ранних стадиях клетки эпидермы в стенке пыльника небольшие (рис. 1, *1—5*), затем увеличиваются, становятся крупными, пузыревидными и покрываются снаружи зубчатой кутикулой (рис. 1, *6—11*, *13*). Уже в начале формирования стенки пыльника, с момента деления вторичного париетального слоя, в отдельных клетках эпидермы появляются таниноподобные вещества, которые в дальнейшем заполняют все клетки (рис. 1, *3—5*). Максимально заполненные клетки наблюдаются во время мейоза, но по мере созревания пыльника количество танинов в эпидерме уменьшается (рис. 1, *6—11*). В стенке зрелого пыльника эпидерма сохраняется, клетки ее почти пустые, с отдельными гранулами танинов, пузыревидные, покрыты снаружи тонким слоем кутикулы (рис. 1, *13*). Эпидерма связника представлена более мелкими, заполненными танинами клетками с утолщенными оболочками.

Эндотеций является производным вторичного париетального слоя. На ранних стадиях, с началом дифференциации слоев стенки пыльника, в увеличивающихся клетках эндотеция наблюдаются крахмальные зерна (рис. 1, *6*), которые исчезают в них к моменту деления ядра микроспоры. В постмейотический период клетки эндотеция заметно разрастаются, стенки их утолщаются, а со стадии 2-клеточных пыльцевых зерен в них образуются фиброзные пояски и появляются гранулы танинов (рис. 1, *9—11*). В зрелом пыльнике эндотеций представлен крупными клетками с фиброзными утолщениями (рис. 1, *13*).

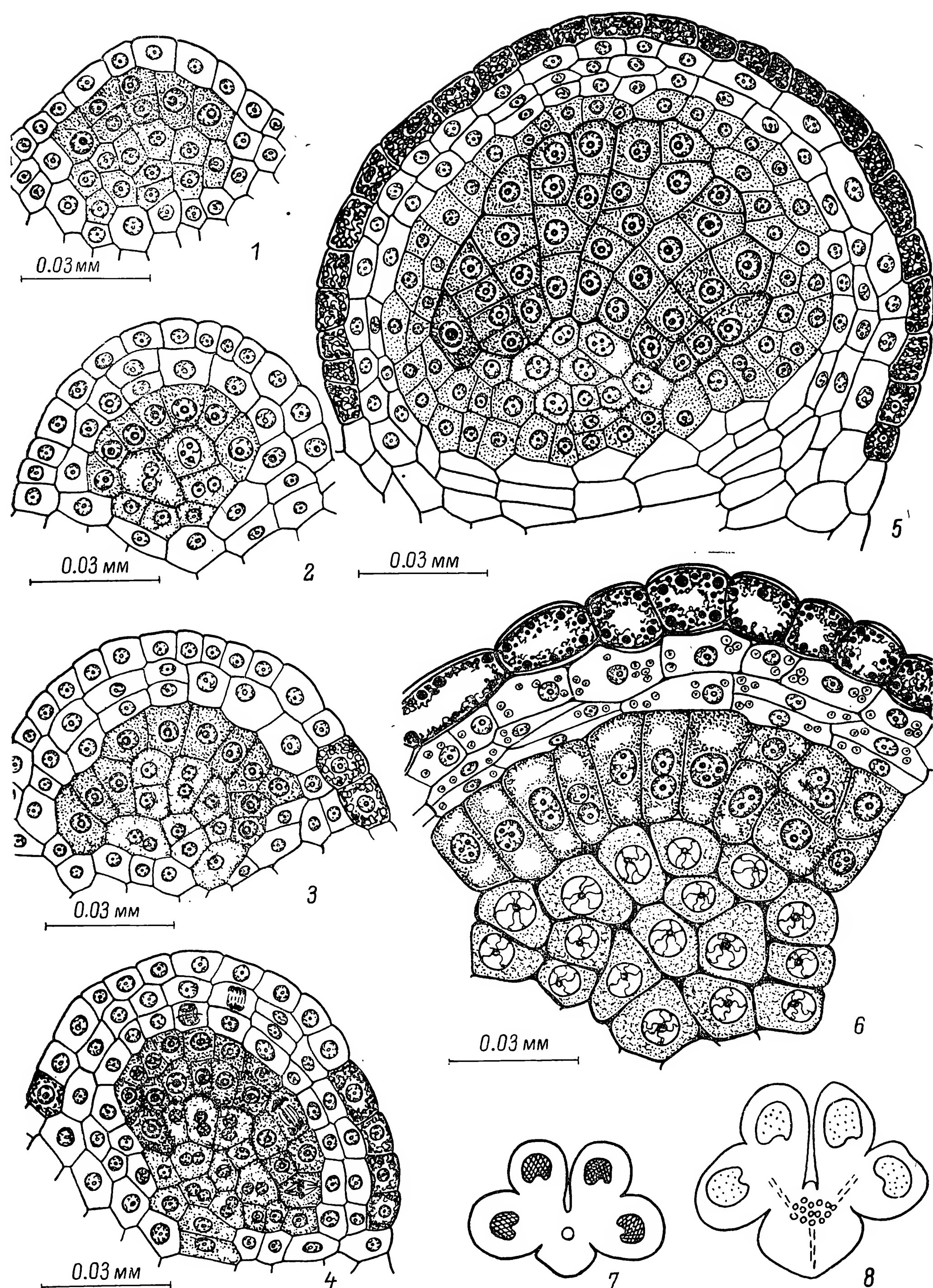
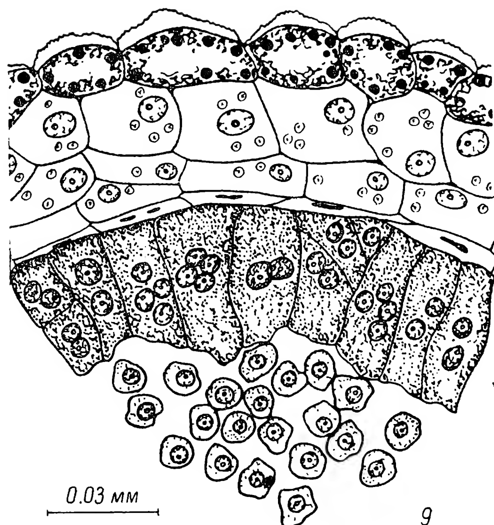
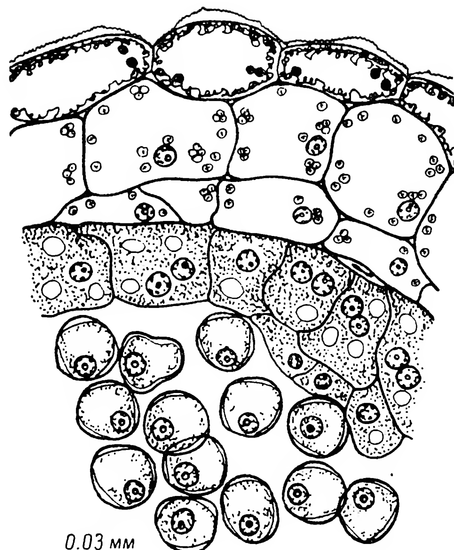
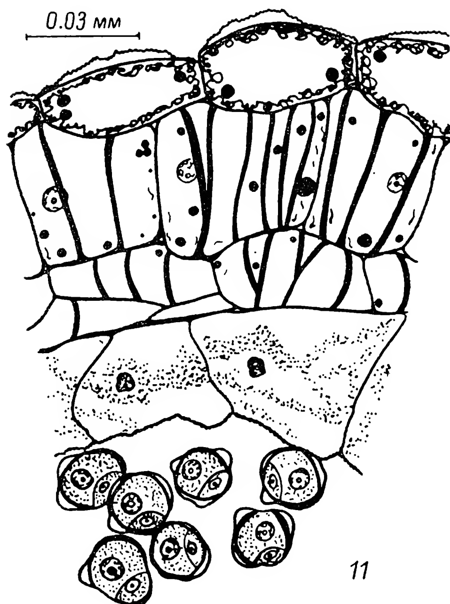


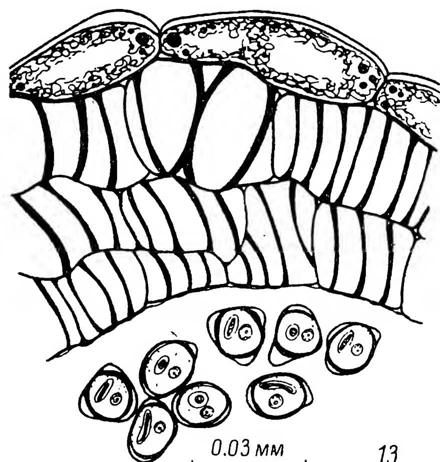
Рис. 1. Развитие пыльника и пыльцевых зерен у *Escallonia rubra*.

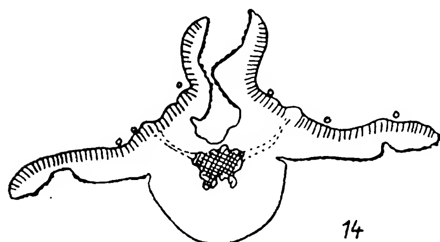
1—5 — формирование стенки пыльника, внутренней части тапетума и спорогенной ткани; *6*, *9—11*, *13* — дифференциация и специализация слоев стенки пыльника, развитие пыльцевых зерен; *7*, *8*, *12*, *14* — схемы пыльников на стадии микроспороцитов, микроспор, зрелых пыльцевых зерен и вскрытия (*1—14* — поперечные срезы).











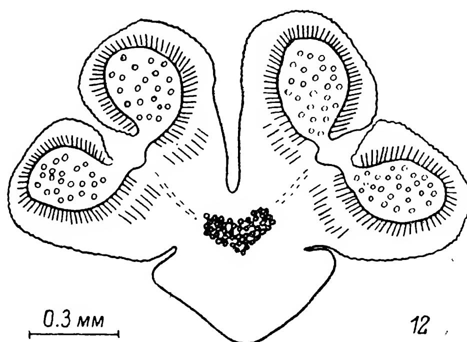


Рис. 1 (*продолжение*).

Средние слои также являются производным вторичного париетального слоя. Их образуется 2, а местами 3 (за счет деления отдельных клеток наружного среднего слоя) (рис. 1, *5*, *6*). На ранних стадиях в них, как и в клетках эндотеция, содержится крахмал (рис. 1, *6*, *9*, *10*). Средний слой, примыкающий к тапетуму, дегенерирует и полностью лизирует на стадии вакуолизации одноядерных пыльцевых зерен (рис. 1, *9*, *10*). Слой, примыкающий к эндотецию

(или их 2), сохраняется на протяжении всего развития пыльника. В нем, как и в эндотеции и в то же время, исчезает крахмал, появляются танины, а в стенках — фиброзные утолщения. В зрелом пыльнике этот средний слой сохраняется, он нерегулярно- 2-слойный, с фиброзными поясками (рис. 1, *13*).

Тапетум у *E. rubra* гетерогенный и гетероморфный. Его наружная (в стенке пыльника) и внутренняя (со стороны связника), или дистальная и проксимальная (Гревцова, Сладков, 1983), части имеют разное происхождение и отличаются и по времени образования, и морфологически, особенно на ранних стадиях развития пыльника.

Как упоминалось выше, в стенке пыльника тапетум является производным первичного париетального слоя, из-за делений в отдельных клетках он становится нерегулярно 2-слойным, а иногда и 3-слойным (рис. 1, *5*, *6*, *9*). Со стороны связника тапетум — производное активной меристемы, непосредственно прилегающей к археспорию, и дифференцируется задолго до образования наружной части тапетума одновременно с делением археспория (рис. 1, *1*). Закладывается внутренний тапетум сразу 2-слойным, но затем в центральной его части проходят деления и разрастание клеток, в результате чего образуется вырост тапетума, который вдается в спорогенную ткань, приобретающую поэтому подковообразную форму (рис. 1, *4—6*). Этот вырост состоит из 5—6 слоев клеток, в то время как боковые части внутреннего тапетума остаются 2-слойными (рис. 1, *4*, *5*). Уже с момента образования спорогенных клеток, которые располагаются вначале одним слоем, в клетках выроста тапетума появляются вакуоли, ядра делятся, цитоплазма становится менее плотной по сравнению со спорогенными клетками (рис. 1, *2—4*). В сформированном гнезде пыльника тапетум окружает массивную спорогенную ткань, он нерегулярно 2-слойный, с характерным многоклеточным выростом со стороны связника (рис. 1, *5*). Клетки выроста тапетума отличаются от остальных еще одноядерных и густоплазменных клеток тапетума более крупными полиплоидными с несколькими ядрышками ядрами или наличием 2 ядер в клетке и светлой вакуолизированной цитоплазмой. К началу мейоза клетки тапетума радиально вытягиваются, заметно увеличиваются в размерах, цитоплазма содержит белковые соединения и вакуоли (рис. 1, *6*). В мейотический период в тапетуме, за исключением его выроста, проходят митотические деления ядер и клетки становятся 2—4-ядерными (рис. 1, *6*, *9*), после чего в постмейотический период со стадии разобщения микроспор из тетрад клетки внутренней и наружной частей тапетума перестают различаться, все они крупные, с плотной цитоплазмой (рис. 1, *9*). На стадии вакуолизации одноядерных пыльцевых зерен в цитоплазме тапетума появляются крупные липидные капли (рис. 1, *10*), а со стадии 2-клеточной пыльцы на поверхности тапетума различимы мелкие орбикулы. К этому времени содержимое клеток уже достаточно лизировано (рис. 1, *11*). Следует отметить, что лизис тапетума происходит постепенно, причем первыми лизируют и разрушаются клетки тапетального выроста. В зрелом пыльнике остатки тапетума не обнаруживаются (рис. 1, *13*).

Таким образом, у исследованного вида тапетум клеточный секреторный, без реорганизации, нерегулярно утолщенный, с характерным выростом со стороны связника, 2—4-ядерный, с орбикулами, длительно существующий.

В зрелом пыльнике стенка представлена эпидермой, эндотецием и 1—2 средними слоями, клетки которых с утолщенными оболочками. Фиброзные, довольно массивные пояски образуются в эндотеции, в сохраняющемся среднем слое и в ткани связника, примыкающей к гнезду (рис. 1, *12*, *13*). Отсутствуют они в стенке лишь в замыкающих клетках в месте вскрытия тек.

Микроспорогенез, развитие пыльцы. У *E. rubra*, как указывалось выше, спорогенные клетки являются производным археспория, в результате периклинального деления которого образуется пластинка из 3—5 спорогенных клеток в каждом бугорке пыльника (на поперечном срезе — рис. 1, *1*). Эти клетки митотически делятся в разных направлениях, и к концу формирования стенки и самого гнезда пыльника образуется многослойная массивная спорогенная ткань (рис. 1, *2—5*). В каждом гнезде пыльника спорогенная ткань на поперечном срезе имеет подковообразную форму, о чем упоминалось выше (рис. 1, *6*, *7*). Спорогенные клетки на всех стадиях четко отличаются от окружающих тканей более плотной, темноокрашивающейся цитоплазмой и более

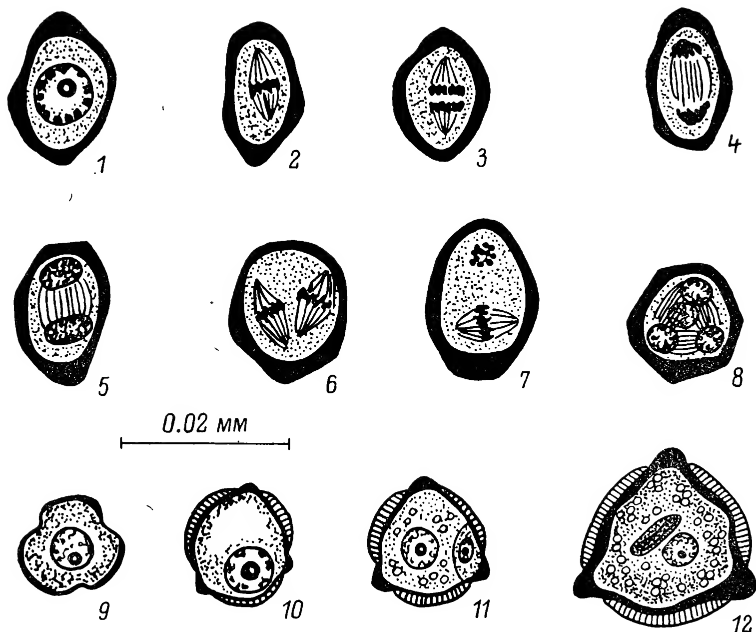


Рис. 2. Микроспорогенез (*1—8*) и развитие пыльцевого зерна (*9—12*) у *Escallonia rubra*.

крупными ядрами (рис. 1, *2—5*). С прекращением митозов спорогенные клетки и их ядра увеличиваются, в оболочках начинает откладываться каллоза, клетки превращаются в микроспороциты и вступают в мейоз (рис. 1, *6*). Микроспорогенез протекает по симультанному типу без нарушений (рис. 2, *1—8*), но асинхронно и в пыльнике, и даже в одном и том же гнезде. Тетрады микроспор образуются в основном тетраэдральные, изредка изобилатеральные. После разобщения из тетрад микроспоры очень мелкие, с ядром в центре клетки и плотной цитоплазмой (рис. 1, *9*; 2, *9*). Одновременно с формированием спородермы происходят вакуолизация цитоплазмы и увеличение ядра микроспоры, которое смещается в пристенное положение (рис. 1, *10*; 2, *10*). Здесь оно делится, в результате чего пыльцевое зерно становится 2-клеточным: образуется генеративная и вегетативная клетки (рис. 1, *11*; 2, *11*). Генеративная клетка вначале линзовидной формы, в ядре ее имеется ядрышко, затем она перемещается внутрь вегетативной клетки и становится овально-удлиненной. В цитоплазме вегетативной клетки вакуоли исчезают и постепенно накапливаются запасные питательные вещества. Зрелые пыльцевые зерна 2-клеточные, одиночные (рис. 1, *13*), содержат округлое ядро вегетативной клетки, в котором хорошо видно ядрышко, а хроматин распределен в виде тонкой сеточки, и генеративную клетку, расположенную рядом. Генеративная клетка овально-удлиненная, с гомогенной цитоплазмой, не содержащей запасных веществ, с вытянутым по форме клетки ядром, которое дает интенсивную реакцию Фёльгена. Цитоплазма вегетативной клетки заполнена запасными белками и липидами (рис. 2, *12*).

Семяпочка и зародышевый мешок. Семяпочки в завязи у видов рода Escal*lonia* многочисленные, развиваются на двух или трех париетальных плацентах, очень маленькие, овальные, на коротком фуникулусе. Каждая семяпочка возникает на плаценте в виде полушаровидного меристематического бугорка и интенсивно растет в полость завязи. Одновременно с выделением археспориальной клетки в нуцеллусе и закладкой валика интегумента начинается изгиб семяпочки (рис. 3, *1*), который завершается к концу мейоза, и семяпочка принимает анатропное положение (рис. 3, *2*, *3*). Нуцеллус в семяпочках развит слабо. Париетальная ткань не образуется, и нуцеллус представлен эпидермальным слоем вокруг мегаспороцита и небольшой (слоем в 2—3 клетки) колонкой под ним (рис. 3, *2*, *3*). Дезинтеграция нуцеллуса начинается после мейоза, и к моменту образования 4-ядерного зародышевого мешка сохраняются лишь клетки, ок-

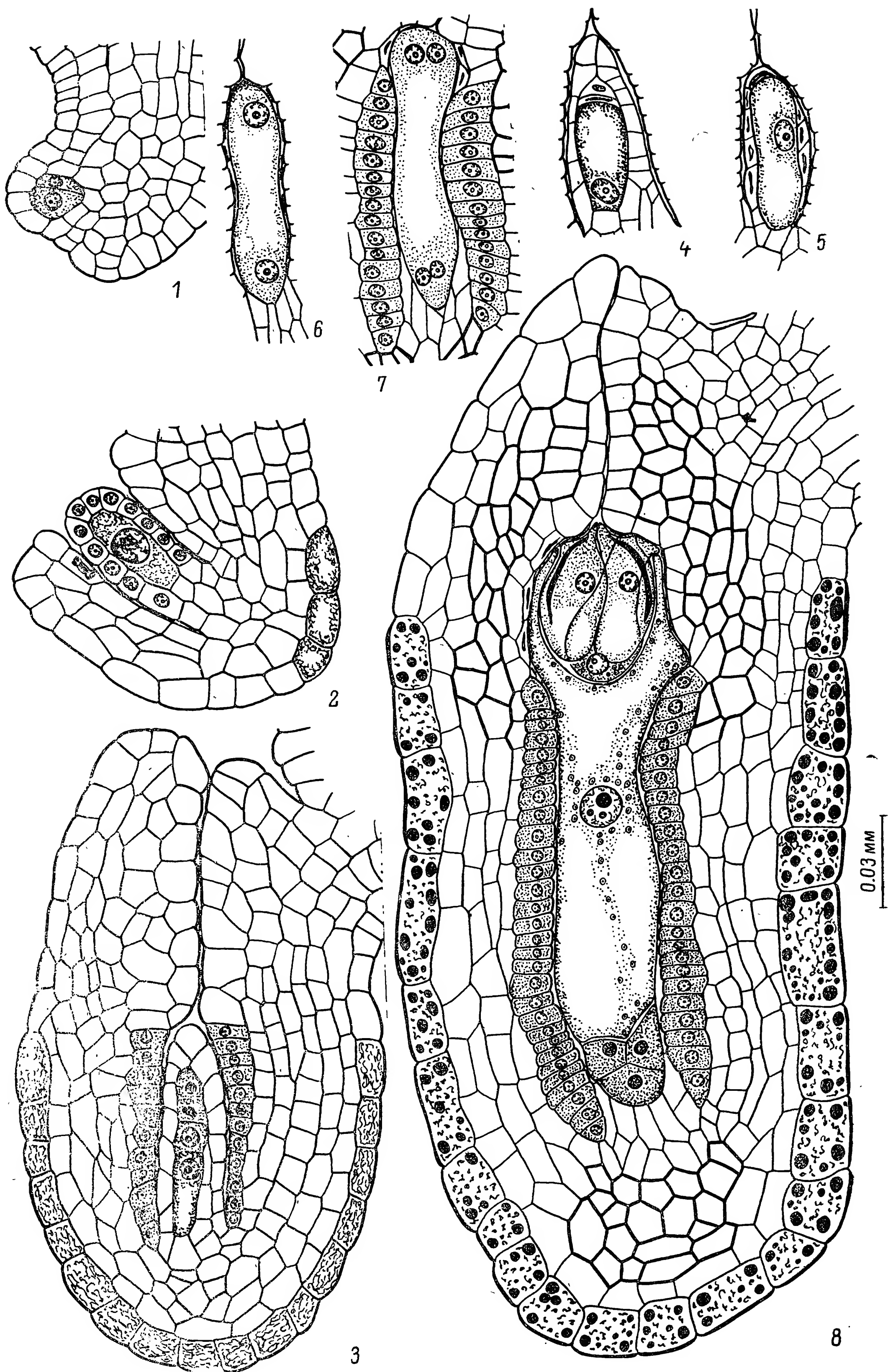


Рис. 3. Развитие семяпочки и зародышевого мешка у *Escallonia rubra*.

1—3 — мегаспорогенез; *4—7* — развитие зародышевого мешка; *8* — зрелый зародышевый мешок в семяпочке.

ружающие халазальный конец последнего (рис. 3, *4—7*). Такое развитие нуцеллуса характеризует семяпочку *Escallonia* как тенуинуцеллятную.

В семяпочке развивается только один интегумент. Возникает он в виде валика вокруг нуцеллуса (рис. 3, *1*), к началу мейоза дорастает до уровня нуцеллуса (рис. 3, *2*), а с завершением мейоза края его смыкаются, образуя прямое микропиле (рис. 3, *3*). В зрелой семяпочке интегумент имеет толщину в 6—7 слоев клеток. Уже на стадии тетрады мегаспор внутренняя эпидерма интегумента дифференцируется в интегументальный тапетум, который после разрушения нуцеллуса непосредственно примыкает к зародышевому мешку (рис. 3, *3*, *7*). Клетки наружной эпидермы интегумента в халазальной части семяпочки увеличиваются, в них постепенно накапливаются танины (рис. 3, *2*, *3*, *7*). Наиболее интенсивный рост семяпочки происходит в период созревания зародышевого мешка. В семяпочке перед оплодотворением зрелый зародышевый мешок располагается в центре и на 2/3 со стороны халазы окружен интегументальным тапетумом, клетки которого содержат плотную цитоплазму и заметно отличаются от окружающих клеток интегумента (рис. 3, *8*), а во время развития эндосперма, как и клетки наружной эпидермы, заполняются танинами (рис. 5, *3*). Халаза нормальная, в ней выделяется гипостаза, состоящая из толстостенных лигнифицированных клеток. В микропилярной части интегумента на уровне верхней трети зародышевого мешка и над ним четко выражена группа клеток с такими же утолщенными оболочками (рис. 3, *8*). Проводящая система семяпочки выражена слабо, из фуникулуса к гипостазе подходит прокамбиальный тяж из 2—3 рядов удлиненных клеток.

Мегаспорогенез проходит без нарушений. В субэпидерме нуцеллуса дифференцируются обычно одна, иногда две археспориальные клетки, из которых только одна становится мегаспороцитом, не отделяя париетальной клетки (рис. 3, *1*, *2*). Перед делением и в профазе мейоза мегаспороцит и его ядро увеличиваются, цитоплазма в нем становится плотной. В результате мейоза образуется диада клеток, а затем — линейная тетрада мегаспор (рис. 3, *3*). Халазальная мегаспора продолжает функционировать, становясь материнской клеткой зародышевого мешка, а три остальные довольно быстро дегенерируют (рис. 3, *3—5*), и уже на стадии 2-ядерного зародышевого мешка не наблюдаются даже остатки (рис. 3, *6*).

Зародышевый мешок моноспорический, развивается по типу Polygonum. На одноядерной стадии в нем наблюдается вариабельность положения ядра и вакуоли. В еще целой тетраде, где только верхние мегаспоры имеют дегенерирующие ядра, халазальная мегаспора уже дифференцирована, в отличие от других она более крупная, с ядром в микропилярной и вакуолью в халазальной частях клетки (рис. 3, *3*). Позже, когда от верхних мегаспор остаются лишь сжатые деформированные клетки, а в нуцеллусе заметны признаки дезинтеграции, часто встречаются зародышевые мешки с ядром в халазальной части клетки, а над ним располагается крупная вакуоль (рис. 3, *4*). В семяпочках с почти полностью дезинтегрированным нуцеллусом зародышевый мешок уже заметно увеличившийся, и ядро в нем находится в центре клетки, прижато к стенке, остальную часть клетки занимает вакуоль (рис. 3, *5*). Последовательно проходят три митотических деления ядер, в результате которых зародышевый мешок становится 2-, 4- и 8-ядерным ценоцитом, после чего в нем осуществляется клеткообразование. На 2-ядерной стадии зародышевый мешок удлиняется, ядра расходятся по полюсам, между ними располагается вакуоль. Уже с этой стадии после лизиса нуцеллуса зародышевый мешок примыкает к интегументальному тапетуму (рис. 3, *6*). С 4-ядерной стадии микропилярный конец зародышевого мешка становится более округлым, чем вытянутый халазальный, и вырастает за пределы интегументального тапетума (рис. 3, *7*). Сформированный зародышевый мешок 8-ядерный, 7-клеточный, с яйцевым и антиподальным аппаратами и двумя полярными ядрами, которые сливаются в центре клетки. В процессе созревания зародышевого мешка и дифференциации его элементов происходят максимальный рост и увеличение его, как и самой семяпочки.

Зрелый зародышевый мешок, как указывалось выше, на 2/3 со стороны халазы окружен интегументальным тапетумом и имеет своеобразную форму:

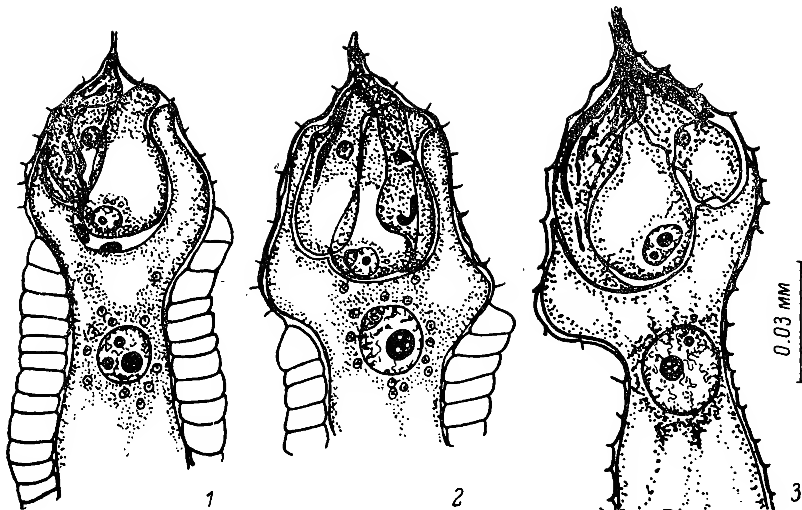


Рис. 4. Двойное оплодотворение у *Escallonia rubra.*

1 — спермии в контакте с яйцеклеткой и центральной клеткой; *2, 3* — слияние половых ядер.

микропилярный его конец, выступающий из интегументального тепетума, расширенный, округлый, с характерными латеральными выростами центральной клетки, халазальный — узкий, удлиненный, трубковидный. Элементы зародышевого мешка хорошо дифференцированы (рис. 3, *8*). Синергиды крупные, грушевидные, с крючковидными выростами и слегка вытянутыми базальными концами, с ядрами в центре клеток, вакуолями в округлой и широкой апикальной части и плотной цитоплазмой — в базальной. Нитчатый аппарат не выражен, но на латеральных частях оболочки синергид откладывается каллоза, образуя как бы утолщенный каллозный чехол, доходящий до вакуоли. Яйцеклетка грушевидная, с уплощенным основанием, крупной вакуолью в базальной части и ядром в узком слое цитоплазмы — в апикальной части клетки. Она немного длиннее синергид, апикальные концы которых расположены на уровне ядра яйцеклетки. Центральная клетка зародышевого мешка пронизана тяжами цитоплазмы, в которых, как и в цитоплазме яйцеклетки, имеются крахмальные зерна. Ядро центральной клетки с несколькими ядрышками, образовавшееся в результате слияния двух полярных ядер, располагается вначале в центре клетки, но к моменту оплодотворения перемещается ближе к яйцевому аппарату. Антиподы— это небольшие, с плотной цитоплазмой и некрупными ядрами клетки, которые постепенно дегенерируют после оплодотворения, на ранних стадиях развития эндосперма (рис. 5, *1—3*). В отдельных случаях у *E. rubra* наблюдалась аномальная дифференциация яйцевого аппарата — все три клетки выглядели одинаково, дифференцируясь по типу синергид, яйцеклетка отличалась величиной ядра и более крупными размерами. J. Mauritzon (1933) у *E. macrantha* отмечал отсутствие вакуолей в синергидах.

Оплодотворение у видов рода *Escallonia* порогамное, двойное. Пыльцевая трубка проходит по микропиле, внедряется в одну из синергид и изливает в нее содержимое — два спермия и ядро вегетативной клетки с цитоплазмой пыльцевой трубки. Синергида при этом деформируется, вакуоль в ней исчезает, цитоплазма становится темной, плотной и гранулированной. В апикальной части синергиды различимо дегенерирующее вегетативное ядро пыльцевого зерна, а в центре — также дегенерирующее ядро самой синергиды. Спермии попадают в пространство между яйцеклеткой и центральной клеткой (рис. 4, *1*). Они представлены овальными, сильно хроматизированными ядрами, цитоплазма и ядрышки их не видны. Один из спермиев проникает в яйцеклетку, второй — в центральную клетку, и оба вступают в контакт с ядрами женских клеток, которые в это время почти не дают реакции Фёльгена и имеют довольно крупные ядрышки. Во время контакта с женскими ядрами спермии немного округляются и слегка увеличиваются в размерах (рис. 4, *2*). Погружение спермиев происхо-

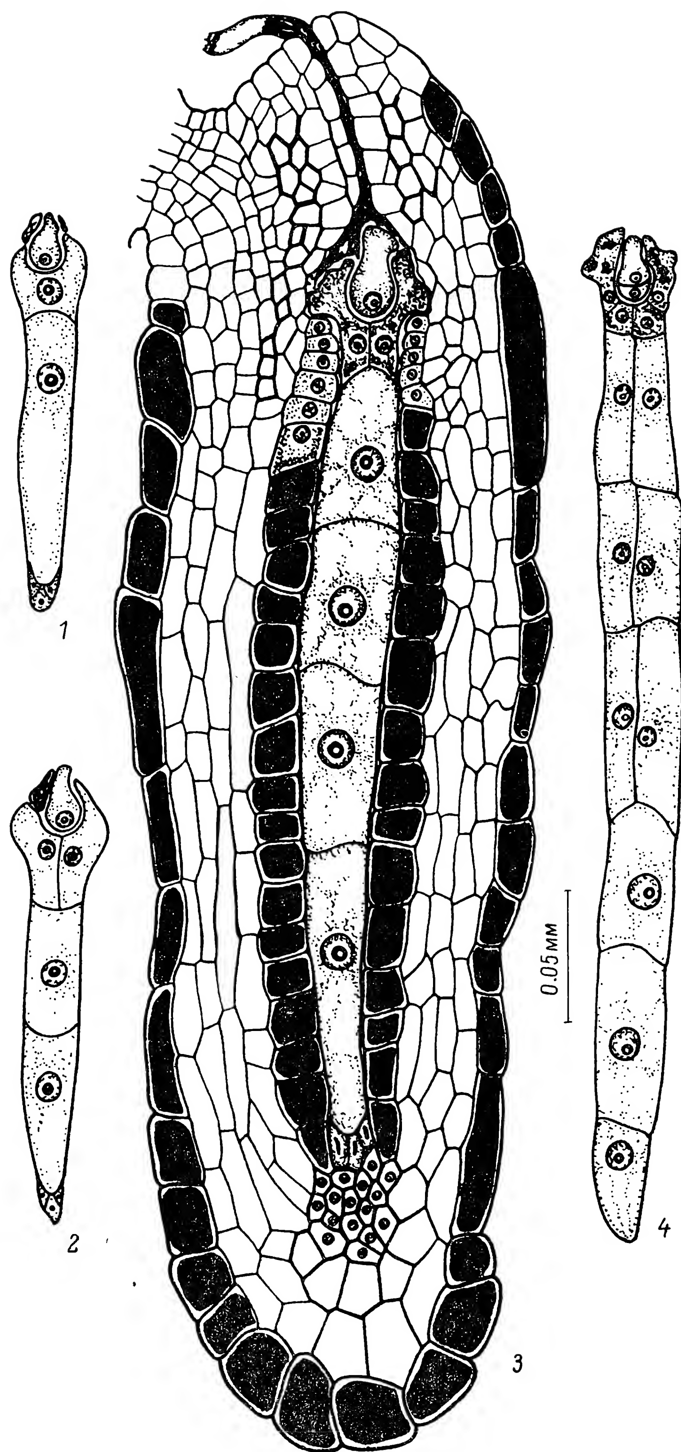


Рис. 5. Развитие эндосперма у *Escallonia macrantha*.

1, *2* — первые деления в эндосперме; *3* — семяпочка с зиготой и эндоспермом; *3*, *4* — дифференциация микропилярной гаустории и следующие деления в основной части эндосперма.

дит довольно быстро. Оболочка, разграничивающая ядра, растворяется, и спермии сливаются с женскими ядрами, при этом в месте погружения спермия наблюдаются постепенное растворение мужского хроматина и выделение ядрышка спермия (рис. 4, *3*). Некоторое время ядро зиготы и первичное ядро эндосперма содержат по два ядрышка, затем они сливаются.

Таким образом, оплодотворение яйцеклетки и центральной клетки и объединение их ядер с ядрами спермиев происходят однотипно и, что характерно для исследованных видов, почти одновременно. Слияние спермия с ядром центральной клетки происходит с очень небольшим опережением этого процесса в яйцеклетке. Оплодотворенные ядра заметно увеличиваются и некоторое время находятся в состоянии покоя. Вторая синергида остается неразрушенной и присутствует в зародышевом мешке на протяжении всего процесса оплодотворения и в начале развития эндосперма. Остатки пыльцевой трубки в микропиле сохраняются продолжительное время (рис. 5, *3*).

Двойное оплодотворение, наблюдаемое у *E. rubra*, согласно терминологии Е. Н. Герасимовой-Навашиной (1955), осуществляется по премитотическому типу.

Эндосперм у *Escallonia* целлюлярный. Ранние стадии его развития прослежены нами у *E. macrantha*. Первичное ядро эндосперма, расположенное под яйцевым аппаратом в месте перетяжки зародышевого мешка (рис. 4, *3*), делится раньше зиготы с заложением поперечной перегородки на две клетки — меньшую микропилярную и бóльшую халазальную (рис. 5, *1*). Следующее деление в микропилярной клетке продольное, в халазальной — поперечное (рис. 5, *2*). После первых двух делений клетки эндосперма выглядят одинаково, со светлой цитоплазмой и с крупными вакуолями; только ядра в халазальной части немного больших размеров, чем в микропилярной. Третье деление, как и предыдущее, проходит синхронно, в результате чего в обеих частях образуется по 4 клетки эндосперма, расположенные линейно в халазальной и супротивно в микропилярной частях (рис. 5, *3*). После этого происходят дифференциация и специализация эндосперма, а деления в нем становятся асинхронными. Производные микропилярной клетки приобретают ярко выраженный гаусториальный характер. Базальные части этих клеток приобретают лопастную форму, внедряясь в интегумент, цитоплазма в клетках уплотняется, в ней появляются белковые гранулы, а ядра становятся значительно меньше, чем в остальных клетках эндосперма. Гаустория окружает зиготу и начинающий развиваться проэмбрио (рис. 5, *3*, *4*). Производные халазальной клетки формируют собственно эндосперм. В них проходят поперечные, а затем и продольные деления, цитоплазма негустая, клетки вакуолизированы, ядра более крупные (рис. 5, *3*, *4*). Запасные вещества в эндосперме начинают накапливаться на более поздних стадиях. В зрелом семени эндосперм сохраняется.

Заключение

Таким образом, исследование двух представителей рода *Escallonia* сем. *Escalloniaceae* позволило впервые для этого рода определить многие основные эмбриологические признаки: двудольный тип развития стенки пыльника, секреторный гетероморфный тапетум, симультанный тип микроспорогенеза, структуру стенки зрелого пыльника и зрелых пыльцевых зерен. Прослежены генезис семяпочки, мегаспорогенез и развитие зародышевого мешка. Впервые определены премитотический тип оплодотворения в этом роде и целлюлярный тип эндосперма.

В эмбриональных структурах *Escallonia* выявлен ряд характерных признаков, которые можно расценивать как особые черты специализации, обеспечивающие, очевидно, в основном усиленную трофику. В пыльнике это мощно развитый проводящий пучок в связнике, идущий из тычиночной нити, от которого в каждую теку отходят прокамбиальные тяжи (рис. 1, *8*, *12*, *14*), и секреторный тапетум с выростом со стороны связника, клетки которого всегда активны и полиплоидны (рис. 1, *2—6*). В семяпочке слабое развитие и раннее исчезновение нуцеллуса, который в крассинуцеллятных семяпочках выполняет

в том числе и трофическую функцию, компенсируется наличием таких специфических структур, как интегументальный тапетум, хорошо развитая гипостаза, дифференцирующаяся на ранних стадиях развития (рис. 3, *7*), и зона клеток с утолщенными перфорированными оболочками в микропилярной части интегумента, которую Mauritzon (1933) называет «эпистазоподобной». Эта зона приурочена к верхней трети зародышевого мешка, начинается на уровне верхней границы интегументального тапетума (рис. 3, *7*, *8*). К ней в первую очередь и подходит из фуникулуса прокамбиальный тяж. Клетки ее, как и в гипостазе, богаты цитоплазмой. В зародышевом мешке — это крупные синергиды, довольно длительно существующие антиподы и гаусториеподобные выросты центральной клетки в верхней части зародышевого мешка, врастающие в интегумент (рис. 3, *8*). Именно из этой части центральной клетки уже на ранней стадии развития эндосперма формируется микропилярная эндоспермальная гаустория (рис. 5, *3*, *4*), выполняющая трофическую функцию во время формирования зародыша и эндосперма.

Кроме того, из характерных для эмбриональных структур *Escallonia* особенностей следует отметить накопление танинов в отдельных клетках связника, в эпидерме пыльника и семяпочки и в интегументальном тапетуме (рис. 1, *3—6*, *9*; 3, *2*, *3*, *7*, *8*; 5, *3*). К специфическим чертам также можно отнести и многослойную стенку пыльника, и наличие крахмала на определенных стадиях генезиса стенки пыльника и зародышевого мешка и некоторые другие.

Наличие такого довольно большого количества специфических признаков в эмбриональных структурах, а также большой набор прогрессивных эмбриологических признаков, присущих этому роду, в соответствии с их оценкой (Поддубная-Арнольди, 1976), позволяет, очевидно, говорить о высокой степени специализации и о значительной эволюционной продвинутости рода *Escallonia*.

Анализ эмбриологических признаков сем. *Escalloniaceae* и близких к нему по системе семейств порядка *Saxifragales*, равно как и родов *Escallonia* и *Brexia*, мы предполагаем провести после детального исследования одного из видов последнего (*B. madagascariensis*), что представляет значительный интерес, так как даже по тем неполным данным, которыми мы сейчас располагаем, эти роды заметно отличаются друг от друга.

Выражаю искреннюю благодарность З. И. Никитичевой и сотруднику Никитского ботанического сада И. А. Ругузову за сбор материала, академику А. Л. Тахтаджяну за предоставленный материал и Н. А. Жинкиной за помощь в приготовлении препаратов.

ЛИТЕРАТУРА

Герасимова-Навашина Е. Н. Двойное оплодотворение покрытосеменных, его природа и происхождение. Автореф. дис. . . . докт. биол. наук. Л., 1955. 39 с. — *Гревцова Н. А., Сладков А. Н.* О возможности унификации терминов при описании развития стенки микроспорангия. — Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 1983, № 10, с. 83—87. — *Поддубная-Арнольди В. А.* Цитоэмбриология покрытосеменных растений. Основы и перспективы. М.: Наука, 1976. 507 с. — *Поддубная-Арнольди В. А.* Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитоэмбриологическим признакам. М.: Наука, 1982. 351 с. — *Dahlgren K. V. O.* Die Morphologie des Nuzellus mit besonderer Berücksichtigung der deckzellosen Typen. — Jahrb. Wiss. Bot., 1927, Bd 67, S. 374—426. — *Davis G. L.* Systematic embryology of the Angiosperms. N. Y. etc.: J. Wiley a. Sons, 1966. 528 p. — *Jönsson B.* Om embryosäckens utveckling hos Angiospermerna. — Lunds Univ. Arsskr., 1879—1880, t. 16, p. 1—86. — *Mauritzon J.* Studien über die Embryologie der Familien *Crassulaceae* und *Saxifragaceae*. Diss. Lund., 1933. 152 S. — *Takhtajan A. L.* Outline of the classification of flowering plants (*Magnoliophyta*). — Bot. Rev., 1980, vol. 46, N 3, p. 225—359. — *Warming E.* Observations sur la valeur systématique de l'ovule. — Mind. Jap. Steen., 1913, vol. 23, p. 1—45.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 10 II 1984.

SUMMARY

The anthers in the genus *Escallonia* are 4-locular, the wall is formed according to the Dicotyledonous type. It consists of epidermis, endothecium, 2—3 middle layers and secretory, irregularly thickened tapetum with the specific apophysis on the connective side. Microsporogenesis is simultaneous, pollen grains are 2-celled. The ovule is anatropous, with 1 integuments, tenuinucellar. The embryo sac develops according to the Polygonum type. Endosperm is cellular with micropylar haustorium. Specific features were found in the embryonal structures. The evaluation of embryological characters is indicative of the high degree of specialization and of considerable evolutionary advancement of the genus *Escallonia*.

УДК (581.8+581.4) : (581.47+581.48) : 582.572.2

Г. Г. Оганезова

МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПЛОДА И СЕМЕНИ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОДСЕМЕЙСТВА *WURMBAEOIDEAE* (*LILIACEAE*) В СВЯЗИ С СИСТЕМАТИКОЙ И ФИЛОГЕНИЕЙ

G. G. OGANEZOWA. MORPHOLOGO-ANATOMICAL PECULIARITIES OF FRUIT AND SEED IN SOME REPRESENTATIVES OF THE SUBFAMILY *WURMBAEOIDEAE* (*LILIACEAE*) IN CONNECTION WITH SYSTEMATIC AND PHYLOGENY

На основе изучения строения семени представителей подсем. *Wurmbaeoideae* признается естественность включения в его состав рода *Uvularia*. В структуре семенной кожуры выделены признаки, специфичные для триб и родов, что позволило автору признать объем рода *Colchicum* в трактовке Б. Стефанова (1926). Сравнение с другими изученными лилейными (Оганезова, 1980, 1981, 1982) показало независимость систематического положения подсем. *Wurmbaeoideae*. Наиболее тесные связи существуют между представителями подсемейств *Wurmbaeoideae* и *Melanthioideae* s. str., замечены признаки сходства с представителями подсемейств *Asparagoideae* и *Lilioideae*.

В публикации, посвященной изучению плода и семени представителей подсем. *Melanthioideae* s. str. (Оганезова, 1984), мы пришли к заключению о необходимости, как это и было предложено F. Buxbaum (1937), выделения из состава подсем. *Melanthioideae* sensu Engler отдельного подсем. *Wurmbaeoideae*. Кратко остановимся на истории систематики этих групп лилейных.

В обработке A. Engler (Engler, Prantl, 1888) в сем. *Liliaceae* выделялись 10 подсемейств, в том числе *Melanthioideae* с трибами *Tofieldieae*, *Helonieae*, *Veratreae*, *Uvularieae*, *Anquillarieae*, *Colchiceae*. K. Krause (1930) во втором издании «Die natürlichen Pflanzenfamilien» сохраняет прежний объем подсем. *Melanthioideae*. Сходной точки зрения на систематику этой группы лилейных придерживаются S. Endlicher (1836—1840), H. Baillon (1894), F. Buxbaum (1925), J. Hutchinson (1934, 1973), R. Thorne (1965). Buxbaum в более поздней работе (1937) выделяет из *Melanthioideae* sensu Engler отдельное подсем. *Wurmbaeoideae*. Предложенный им объем последнего принял H. Melchior (1964) в своем конспекте лилейных, поместив его непосредственно после подсем. *Asphodeloideae*. H. Huber (1969) на основе изучения семенной кожуры (приводит описания для ряда родов, в том числе для родов *Colchicum*, *Uvularia*, *Scolopius*) выделяет отдельное сем. *Colchicaceae* и включает в него подсем. *Wurmbaeoideae* и трибу *Uvularieae*. К его системе близка система лилейных R. Dahlgren (1975). А. Л. Тахтаджян в работе 1966 г. принимает для мелантиевых трактовку Buxbaum. Позднее (Takhtajan, 1980) он наряду с семействами *Liliaceae* и *Amaryllidaceae* признает сем. *Colchicaceae*, состоящее из подсем. *Melanthioideae*, в которое переносит из подсем. *Lilioideae* род *Calochortus*, и подсем. *Wurmbaeoideae*, куда включает трибу *Uvularieae*.

Мы изучали зрелую семенную кожуру, а у некоторых родов — и оболочку плода (материал получен главным образом по делектусам) представителей следующих триб и родов: *Uvularieae* (*Uvularia*), *Anquillarieae* (*Dipidax*, *Burchardia*), *Colchiceae* (*Colchicum*, *Bulbocodium*, *Merendera*, *Androcymbium*), *Glorioseae* (*Gloriosa*, *Littonia*); осталась неисследованной лишь триба *Scolopieae* (по Тахтаджяну: Takhtajan, 1980).

Для цветка вурмбейных характерен синкарпный гинецей; степень срастания плодолистиков различается у различных родов, что дало основание для предположения о «недавнем» развитии синкарпии (Sterling, 1977). Для пред-

ставителей подсемейства характерными являются такие примитивные признаки, как вскрывающийся шов плодолистика, обычно хорошо развитый обтуратор. По E. Daumann (1970), роды *Uvularia* и *Gloriosa* имеют лепестковые нектарники, *Colchicum* — тычиночные. Наряду с этими данными существуют работы по биологии цветка видов родов *Colchicum* и *Merendera*, в которых отмечена тенденция к гетеростилии (Троицкий, 1920) и образованию однополых цветков (Тонян, 1949), что свидетельствует о некоторой специализации цветка у *Wurmbaeoideae*.

Целью настоящего исследования является выяснение объема и филогенетических связей подсем. *Wurmbaeoideae* на основе изучения строения плода и семени. Некоторые общие сведения по этим структурам приводятся в сводке H. Lonay (1907). Интегументы некоторых представителей *Wurmbaeoideae* часто изучаются в связи с явлениями мирмекохории (Nordhagen, 1933, 1959) и развитием семенных придатков (Netolitzky, 1926). По R. Wunderlich (1959), для представителей *Wurmbaeoideae* характерны нуклеарный эндосперм и отсутствие кроющих клеток нуцеллуса.

Результаты исследования

Род *Uvularia* L. Изучали виды *U. grandiflora* Smith, *U. perfoliata* L., *U. sessilifolia* L. (всего 3 образца [1]). Зрелый плод — 3-гнездная коробочка с полностью сросшимися плодолистиками. Плацентация обычного типа — центрально-угловая. Плод вскрывается за счет разрушения ткани колонки. По данным C. Sterling (1977), степень вскрывания шва плодолистика различная у различных видов. В зависимости от вида шов вскрывается почти до места прикрепления самых нижних семян, или выше этого уровня, или не вскрываются вовсе. Небольшие проводящие пучки развиваются в колонке, перегородках и стенке плода.

Наружная эпидерма стенки плода представлена узкими, тангентально вытянутыми клетками с сильно утолщенной наружной стенкой. За ней следуют 22—25 слоев тонкостенной, довольно крупноклетной основной паренхимы. Ее слои обычно смяты и сохраняют свою прямоугольную форму лишь в области проводящих пучков. В перегородках плода последние 2—3 слоя основной паренхимы, примыкающей к выстилающей эпидерме, разрушаются с образованием лизигенных полостей. Выстилающая эпидерма представлена сосочковидно-вытянутыми клетками с утолщенной наружной и радиальными (на $^1/_3$) клеточными стенками. Клетки как бы стянуты по средней линии и соприкасаются только основаниями.

Зрелое семя представителей рода *Uvularia* 3—4-гранное, светло-коричневое, слегка вытянутое, 3.5—4 мм дл. и 3 мм шир., с бесцветным придатком в области рубчика.

Наружная эпидерма наружного интегумента состоит из изодиаметрических или тангентально вытянутых клеток с сильно утолщенной наружной стенкой и хорошо выраженной кутикулой (рис. 1, *а*). Основная паренхима — из 2 слоев тонкостенных клеток, сходных по величине и форме с клетками эпидермы. Внутренняя эпидерма выделяется значительно более крупными изодиаметрическими клетками. Внутренний интегумент 2-слойный. Наружный слой представлен тонкостенными небольшими клетками, внутренний — радиально вытянутыми с подковообразными утолщениями внутренней клеточной стенки. Клетки всех слоев спермодермы, за исключением внутренней эпидермы наружного интегумента, заполнены желтовато-серым содержимым. В области проводящего пучка происходит сильное разрастание ткани обоих интегументов с образованием ариллоида. Ткань ариллоида неплотная. Очевидно, процесс разрастания шел неравномерно с образованием воздушных полостей; такие же, но меньшие по объему полости встречаются в наружном интегументе других участков поверхности семени. Эндосперм составлен многочисленными клетками с утолщенными стенками.

---

[1] Образцом мы называем совокупность плодов или семян, собранных в одной популяции, взятых с одного гербарного листа или присланных по одному номеру делектуса. В каждом образце изучали 5—7 семян.

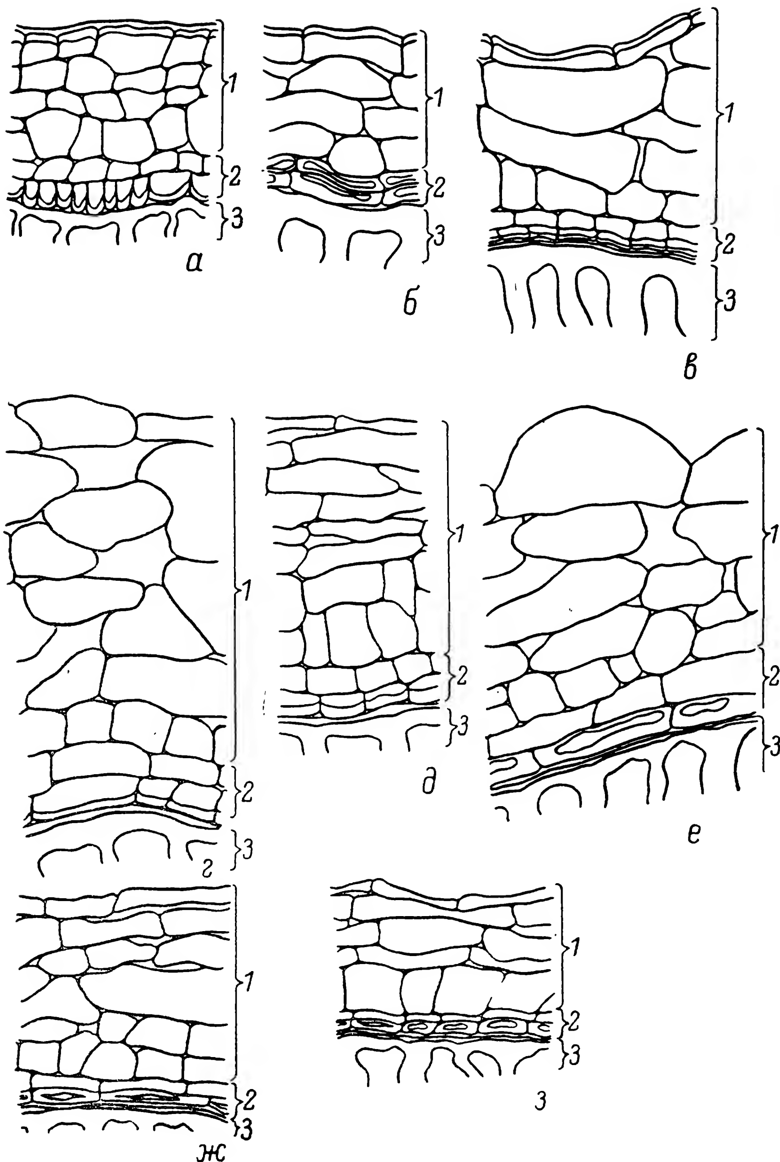


Рис. 1. Строение зрелых (*а—в*, *д*, *ж*, *з*) и недозрелых (*г*, *е*) покровов семени представителей подсем. *Wurmbaeoideae*.

а — *Uvularia grandiflora*; *б* — *Dipidax triquetra*; *в* — *Androcymbium psammophilum*; *г*, *д* — *Colchicum speciosum*; *е*, *ж* — *Merendera trigyna*; *з* — *Bulbocodium vernum*. Здесь и на рис. 2: *1* — наружный интегумент, *2* — внутренний интегумент, *3* — эндосперм; увел. 280.

Род *Dipidax* Laws. Изучали 2 образца вида *D. triquetra* Baker. Зрелые семена несколько вытянутые, 4 мм дл., 2.5—3 мм шир., угловатые, красновато-коричневые, с двумя клювиками.

Sterling (1972) для этого рода и некоторых других родов вурмбейных описывает 1 интегумент, состоящий из 2 слоев вытянутых клеток. Это не совпадает с нашими данными: у всех вурмбейных, в том числе и у представителей рода *Dipidax*, всегда 2 интегумента. Наружная эпидерма наружного интегумента представлена тангентально удлиненными прямоугольными клетками с утолщенной наружной стенкой (рис. 1, *б*). Основная паренхима состоит из 2 слоев тонкостенных, тангентально удлиненных клеток. Внутренняя эпидерма представлена более мелкими, чем клетки основной паренхимы, обычно овальными клетками. Клеточные стенки всех слоев наружного интегумента желтовато-

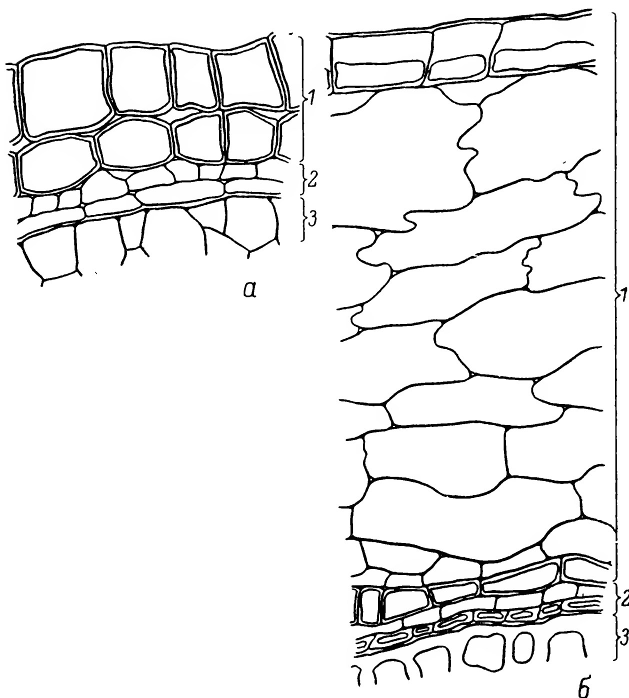


Рис. 2. Строение зрелых покровов семени представителей подсем. *Wurmbaeoideae*.
а — *Burchardia umbellata*, *б* — *Littonia modesta*.

коричневые. Внутренний интегумент состоит из узких, тангентально удлиненных, толстостенных клеток, заполненных красновато-коричневым содержимым. Эндосперм многослойный, составлен толстостенными клетками.

Род *Burchardia* R. Br. Изучали 1 образец вида *B. umbellata* R. Br. Семена неравномерно-трехгранные, с оттянутым клювиком, светло-коричневые, 1.5 мм дл., 1 мм шир.

Наружный интегумент 2—3-слойный (рис. 2, *а*). Обычно представлен почти квадратными или немного тангентально вытянутыми клетками наружной эпидермы и овальными или округлыми клетками внутренней эпидермы, заполненными коричневым содержимым, в обоих слоях клеточные стенки слабо утолщены. Иногда между этими тканями развивается 1 слой паренхимных клеток. Внутренний интегумент из 2 слоев чрезвычайно тонкостенных клеток, его наружная эпидерма составлена небольшими клетками, внутренняя — более крупными, тангентально удлиненными. Клетки эндосперма тонкостенные.

Род *Androcymbium* Willd. Изучали 1 образец вида *A. psammophilum* Svent. Зрелые семена почти шаровидные, 2—3 мм дл., 2 мм шир., с боков слегка сплюснутые. В месте сплющивания образуется невысокий рубец, который на обоих концах заканчивается маленькими клювиками.

Наружная эпидерма наружного интегумента представлена узкими, тангентально удлиненными клетками с утолщениями наружной стенки (рис. 1, *в*). Основная паренхима состоит из 2—3 слоев тонкостенных овальных клеток, внутренняя эпидерма — из более мелких, почти изодиаметрических клеток. В области проводящего пучка число слоев основной паренхимы увеличивается до 10. Клеточные стенки ткани наружного интегумента окрашены в желтый цвет. Внутренний интегумент состоит из 2 слоев тангентально удлиненных узких клеток, с красновато-коричневыми стенками. У клеток второго слоя заметно утолщена внутренняя клеточная стенка. Эндосперм многослойный, составлен толстостенными клетками.

Род *Colchicum* L. Изучали виды *C. speciosum* Stev., *C. szovitsii* Fisch. et Mey., *C. bifolium* Freyn et Sint., *C. alpinum* DC., *C. neapolitanum* Tenore, *C. lusitanicum* Brot., *C. parnassicum* Sart., *C. bornmuelleri* Freyn, *C. umbrosum*

Stev., *C. macrophyllum* Burtt, *C. autumnale* L. (всего 17 образцов). Оболочка завязи представлена наружной эпидермой из слегка радиально вытянутых или почти изодиаметрических клеток с утолщенной наружной стенкой. Основная паренхима — из 7—8 слоев тонкостенных округлых клеток с большими межклетниками. Выстилающая эпидерма состоит из удлиненных узких клеток с утолщенной наружной стенкой. В процессе созревания наружная эпидерма и субэпидермальный слой основной паренхимы сохраняют первоначальные размеры, тогда как остальные слои основной паренхимы сильно растягиваются, лишаются содержимого. Местами внутренние слои разрушаются с образованием полостей, т. е. формируется рыхлая ткань. В основной паренхиме встречаются небольшие клетки с включениями красновато-коричневого цвета. В полностью зрелых плодах ткани оболочки подвергаются еще большему высыханию и разрушению, потому сравнительная толщина оболочки меньше, чем у недозрелого плода. Наружная эпидерма значительно разрастается и утолщается. Утолщения разросшейся выстилающей эпидермы менее заметны. Вскрывание плода происходит по шву плодолистика, т. е. при разрушении ткани колонки.

Наружный интегумент семязачатка представлен 3—4 слоями слегка тангентально вытянутых тонкостенных клеток. Внутренний интегумент 2-слойный. В процессе созревания число клеточных слоев, составляющих наружный интегумент, возрастает; в наружной эпидерме клетки увеличиваются в размерах, становятся овальными с тонким кутикулярным покрытием; 5—6 слоев основной паренхимы разрастаются с образованием больших межклетников. Внутренняя эпидерма составлена небольшими плотно расположенными изодиаметрическими клетками. Наружный слой внутреннего интегумента представлен прямоугольными тангентально вытянутыми тонкостенными клетками, заполненными желтовато-коричневым содержимым. Внутренний слой состоит из более мелких клеток с утолщенной внутренней стенкой, примыкающей к рано формирующемуся эндосперму. Между семенной кожурой и эндоспермом развивается кутикула. В дозревающем семени все ткани семенной кожуры сильно растягиваются и разрастаются (рис. 1, *г*). Клетки наружной эпидермы наружного интегумента тангентально вытягиваются. В клетках основной паренхимы, особенно в области придатка, отмечено большое количество зерен крахмала. Слой паренхимы, примыкающей к внутренней эпидерме, не разрастается, он заполняется коричневым содержимым. Внутренний интегумент почти не меняется, лишь усиливаются утолщения клеточных стенок его внутреннего слоя. Полностью формируется многослойный эндосперм с сильным утолщением клеточных стенок.

Зрелые семена представителей рода *Colchicum* почти круглые или немного удлиненные, обычно 2—3 мм дл. и 1.5—2 мм шир., но бывают виды с более крупными семенами. По форме семена неправильно-многоугольные, красновато- или темно-коричневые с ариллоидом. Придаток-ариллоид может развиваться у рубчика, иногда также вдоль рафе или же только вдоль рафе, причем все три типа разрастаний могут встречаться в пределах одного образца. По цвету придаток может не отличаться от остальной поверхности семени, но может выделяться более светлым цветом.

На строение кожуры зрелого семени довольно сильно влияют процессы ссыхания тканей наружного интегумента (рис. 1, *д*). При этом клетки уменьшаются в размерах, межклетников почти нет, хорошо сохраняется внутренняя эпидерма, местами за счет происшедших клеточных делений она представлена 2 слоями клеток. Внутренний интегумент сохраняет типичную для подсемейства структуру, из двух слоев клеток с пигментированными красновато-коричневыми стенками. Утолщения его внутреннего слоя бывают настолько значительны, что на некоторых образцах трудно различить клеточную полость. Наши наблюдения совпадают с наблюдениями К. В. Каменского (1931) по анатомии спермодермы и эндосперма представителей рода *Colchicum*.

Как уже отмечалось, придаток семени представителей рода *Colchicum* формируется за счет разрастания ткани наружного интегумента, одновременно увеличивается число слоев ткани внутреннего интегумента непосредственно под проводящим пучком. Согласно разработанной терминологии (Sernander, 1906; Pijl, 1957, 1969; Комар, 1965, 1978), придаток семени *Colchicum*, как образующийся из наружного интегумента и содержащий запасные вещества, должен быть

отнесен к элайосомам ариллоидного типа. По R. Nordhagen (1933), придаток семени *Colchicum* — это элайосом (карункула) с коричневой поверхностью, окраска которой связана с выделением капелек сахара и дальнейшим их «засахариванием».

Видовые различия в анатомии зрелой семенной кожуры связаны в основном с изменением числа слоев основной паренхимы наружного интегумента. Она может быть малослойной (3—4 слоя) или более многослойной (5—6 слоев), крупноклетной. Для *C. lusitanicum* характерны утолщение клеточных стенок наружной эпидермы наружного интегумента и отсутствие пигмента в клеточных стенках внутреннего интегумента. В образцах, взятых из гербария, все ткани семенной кожуры сильно ссыхаются, лучше сохраняют свою форму клетки внутренней эпидермы наружного интегумента. Следует отметить, что у некоторых образцов видов *C. szovitsii*, *C. alpinum*, *C. macrophyllum*, *C. lusitanicum* развиваются утолщения тангентальных клеточных стенок в обоих слоях внутреннего интегумента.

Род *Merendera* Ramond. Изучали виды *M. trigyna* (Adams) Woronow, *M. raddeana* Regel, *M. sobolifera* Fisch. et Mey., *M. pyrenaica* (Pourr.) P. Fourn. (всего 9 образцов). По морфологии и анатомической структуре завязь и семязачаток представителей рода *Merendera* очень сходны с таковыми видов рода *Colchicum*. Также чрезвычайно похожи структура зрелой коробочки и тип ее вскрывания. В оболочке зрелого плода *Merendera* хорошо сохраняются клетки наружной эпидермы со значительно утолщенной наружной стенкой, утолщенные клетки выстилающей эпидермы, оба субэпидермальных слоя; основная паренхима сминается и разрушается.

Зрелые семена представителей рода *Merendera* по морфологии также сходны с семенами рода *Colchicum*, они округлые или удлиненно-округлые, с боков сплюснутые, красновато-коричневые, около 3 мм дл. и 2 мм шир. Иногда на концах семени бывают выражены небольшие клювики. Ариллоид не всегда выделяется своей более светлой, чем остальная поверхность семени, окраской.

Между зрелыми семенами родов *Merendera* и *Colchicum* наблюдается основное сходство по типу строения. Наружная эпидерма наружного интегумента представлена узкими, тангентально удлиненными клетками, которые часто сминаются и приобретают вид тонкой коричневой полоски. Хорошо сохраняются изодиаметрические клетки 1—2-слойной внутренней эпидермы. Во внутреннем интегументе иногда развиваются утолщения клеточных стенок обоих слоев, но обычно утолщены клеточные стенки только внутреннего слоя (рис. 1, *е*, *ж*). Эндосперм многослойный с утолщенными клеточными стенками.

Различия между видами по структуре семенной кожуры выражены слабо. Например, для *M. pyrenaica* характерны несколько более выраженные утолщения клеточных стенок наружной эпидермы наружного интегумента, из-за чего, вероятно, все слои семенной кожуры лучше сохраняются. Семенная кожура высокогорного вида *M. raddeana* характеризуется малослойностью, более слабой дифференциацией всех клеточных слоев — утолщения стенок почти не выражены. Наблюдаемые различия, возможно, связаны с различиями в экологии видов.

Род *Bulbocodium* L. Изучали виды *B. vernum* L., *B. versicolor* (Ker-Gawl.) Spreng. (всего 3 образца). Оболочка зрелого плода состоит из небольших изодиаметрических или тангентально удлиненных клеток с утолщенной наружной стенкой. Субэпидермальный слой составлен небольшими овальными клетками, обычно с красновато-коричневым содержимым. Основная паренхима часто сминается, разрушается, но ее последний слой, примыкающий к выстилающей эпидерме, всегда сохраняется, его клетки часто заполнены красновато-коричневым содержимым. Выстилающая эпидерма состоит из крупных прямоугольных клеток с утолщенными стенками. Таким образом, структура оболочки плода представителей рода *Bulbocodium* весьма сходна с таковой у родов *Colchicum* и *Merendera*.

Семена представителей рода *Bulbocodium* по размерам и форме очень сходны с семенами родов *Colchicum* и *Merendera*. Заметно разрастание ткани наружного интегумента вдоль рафе.

Строение семенной кожуры изученного рода также сходно с таковым у вы-

шеназванных родов: в наружном интегументе наблюдаются узкие смятые клетки наружной эпидермы, 1—2-слойная основная паренхима обычно сминается; на некоторых образцах внутренняя эпидерма не выражена, но обычно она сохраняет характерные изодиаметрические очертания; внутренний интегумент состоит из 2 слоев тангентально удлиненных клеток с утолщенными клеточными стенками второго слоя; между спермодермой и эндоспермом развивается кутикула, эндосперм многослойный, с утолщениями клеточных стенок (рис. 1, *з*).

Род *Gloriosa* L. Изучали вид *G. superba* L. (3 образца). Зрелое семя сочное, шарообразное, слегка сплюснутое, красное, около 6 мм в диам.

Наружный интегумент (сочная ткань семени) часто отрывается. Наружная эпидерма наружного интегумента представлена узкими тангентально вытянутыми клетками с утолщенной красновато-коричневой наружной стенкой. Основная паренхима состоит из 6—9 слоев крупных тонкостенных клеток, в этой ткани есть скопления зерен крахмала. Внутренняя эпидерма из 2 слоев более мелких, прямоугольных клеток. Внутренний интегумент — из 2 слоев небольших клеток, которые слегка удлинены в тангентальном направлении и заполнены зернистым содержимым. Незначительно утолщены лишь внутренние тангентальные стенки клеток его второго слоя. Клетки эндосперма многослойные, с утолщенными клеточными стенками.

Род *Littonia* Hook. Изучали вид *L. modesta* Hook. (3 образца). Зрелое семя с сочными покровами, округлое, красное, около 4—5 мм в диам. Рыхлая ткань наружного интегумента часто ссыхается с образованием морщин на поверхности семени или отрывается.

Наружная эпидерма наружного интегумента (рис. 2, *б*) составлена прямоугольными тангентально вытянутыми клетками со значительным утолщением наружной стенки, окрашенной в красновато-коричневый цвет. Основная паренхима представлена 9—10 слоями крупных тонкостенных клеток, в которых встречаются кубики кристаллов и капли жира. 1—2 последних слоя более мелкоклетные. Внутренняя эпидерма состоит из овальных мелких тонкостенных клеток. Внутренний интегумент по сравнению с наружным очень мелкоклетный, первый его слой тонкостенный, второй с несколько утолщенными клеточными стенками. Клетки эндосперма многослойные, с утолщенными клеточными стенками.

Обсуждение

В структуре семенной кожуры исследованных представителей подсем. *Wurmbaeoideae* можно выделить следующие признаки: наружная эпидерма наружного интегумента представлена узкими, тангентально вытянутыми клетками с утолщенной наружной стенкой (в родах *Colchicum*, *Merendera* утолщения развиваются только у некоторых видов); основная паренхима более или менее многослойная (за исключением рода *Burchardia*), ее клетки вытянуты в тангентальном направлении; внутренняя эпидерма всегда дифференцируется, ее составляют 1—2 слоя изодиаметрических клеток; внутренний интегумент 2-слойный, обычно с утолщениями клеточных стенок второго слоя, но иногда выражены утолщения в его обоих слоях или утолщений нет (у *Burchardia*); эндосперм многослойный, с утолщенными клеточными стенками (за исключением представителей рода *Burchardia*).

Представители близкого подсем. *Melanthioideae* s. str. (Оганезова, 1984) отличаются от таковых подсем. *Wurmbaeoideae* следующими особенностями структуры спермодермы: наружная эпидерма наружного интегумента состоит из более крупных, чем основная паренхима, почти изодиаметрических клеток (за исключением представителей рода *Tricyrtis*, у которых узкие, длинные клетки эпидермы); основная паренхима малослойная (за исключением представителей рода *Amianthium* и некоторых видов рода *Zigadenus*); внутренняя эпидерма или не выделяется или же имеет небольшие, чрезвычайно узкие клетки. Клетки внутреннего интегумента в обоих подсемействах имеют более или менее сходную структуру, но при этом утолщения клеточных стенок у мелантиевых выражены здесь слабее, чем у вурмбейных; у мелантиевых в зрелом семени сохраняются остатки нуцеллуса; клетки эндосперма тонкостенные.

Приведенные сравнительные характеристики структуры семенной кожуры в обоих подсемействах убеждают нас в правильности вывода Buxbaum (1937) о необходимости выделения отдельного подсем. *Wurmbaeoideae*. Кроме того, поскольку характеристика семенной кожуры представителей рода *Uvularia* полностью соответствует общей характеристике этой структуры для представителей подсем. *Wurmbaeoideae*, мы присоединяемся к мнению Huber (1969) и Тахтаджяна (Takhtajan, 1980) о принадлежности этого рода к данному подсемейству. Что же касается рода *Tricyrtis*, признаваемого Тахтаджяном (Takhtajan, 1980) в составе подсем. *Wurmbaeoideae*, то строение семенной кожуры у его представителей (малослойная основная паренхима, слабодифференцированный внутренний интегумент, малослойный эндосперм без утолщений клеточных стенок — Оганезова, 1984) ближе к таковому у представителей *Melanthioideae* s. str., чем *Wurmbaeoideae*. Род *Scolopius*, также рассматриваемый Тахтаджяном (Takhtajan, 1980) в составе подсем. *Wurmbaeoideae*, мы не исследовали.

Помимо общих черт семенной кожуры для представителей подсем. *Wurmbaeoideae*, у представителей каждой трибы можно выделить ряд характерных для них признаков, которые дополняют морфологическую характеристику их семян.

У представителей трибы *Uvularieae* формируются прямоугольные, довольно крупные клетки наружного интегумента и своеобразное подковообразное утолщение в клетках второго слоя внутреннего интегумента. Макроморфологически семена у отдельных триб подсем. *Wurmbaeoideae* несколько отличаются друг от друга, но в этом подсемействе отличия менее резкие, чем в подсем. *Melanthioideae* s. str. Для трибы *Uvularieae* характерны несколько вытянутые, угловатые семена с бесцветным придатком.

Два исследованных нами рода трибы *Anquillarieae* очень отличаются друг от друга по структуре семенных покровов. Поскольку систематическое положение рода *Burchardia* спорно (Engler, Prantl, 1888; Melchior, 1964; Takhtajan, 1980) и его иногда выделяют в отдельную трибу, возможно, имеет смысл принять трибы *Neodregeae — Dipidax* (Engler, Prantl, 1888; Melchior, 1964) и *Burchardieae — Burchardia* (Takhtajan, 1980).

Для представителей трибы *Neodregeae* характерны довольно крупные прямоугольные клетки наружной эпидермы с утолщенной наружной стенкой; во внутреннем интегументе значительно утолщены тангентальные стенки обоих слоев. Семена вытянутые, угловатые, красновато-коричневые, с двумя небольшими клювиками.

У представителей трибы *Burchardieae* наружный интегумент всего 2—3-слойный, клетки наружной эпидермы почти изодиаметрические с незначительным утолщением стенок. Оба слоя внутреннего интегумента с неутолщенными клеточными стенками. Клетки эндосперма тонкостенные. Семена неравномерно 3-гранные с оттянутым клювиком, светло-коричневые.

Для представителей трибы *Colchiceae* характерны узкие клетки наружного интегумента со слабо утолщенными или неутолщенными клеточными стенками. В клетках внутреннего интегумента обычно утолщены клеточные стенки второго слоя. По форме семена круглые или почти круглые, неправильно-угловатые, красновато-коричневые, клювики и придатки разной степени выраженности.

У представителей трибы *Glorioseae* развиваются очень большие утолщения наружной стенки наружной эпидермы наружного интегумента, образуется типичная саркотеста; внутренний интегумент с утолщением клеточных стенок внутреннего слоя, очень мелкоклетный. Семена с сочными покровами, круглые, красные.

При сравнении характеристик семенных покровов у представителей триб подсемейств *Wurmbaeoideae* и *Melanthioideae* (Оганезова, 1984) можно отметить значительно бо́льшую однородность макро- и микроморфологии семени у триб подсем. *Wurmbaeoideae*. За исключением рода *Burchardia* (будет обсуждаться ниже), у представителей всех изученных родов подсем. *Wurmbaeoideae* общая характеристика спермодермы сходна.

Плодовую оболочку мы изучали только у представителей родов *Uvularia*, *Colchicum*, *Merendera* и *Bulbocodium*, поэтому у нас нет оснований для обоб-

щающих заключений по этому признаку. Можно сказать, что своеобразная структура выстилающей эпидермы в плодовой оболочке представителей рода *Uvularia* дополняет анатомическую характеристику трибы; кроме того, данные по структуре оболочки плода мы использовали при обсуждении вопроса о систематической самостоятельности родов *Colchicum*, *Merendera*, *Bulbocodium*.

Монограф рода Стефанов (1926) все три рода объединяет в один род *Colchicum* с двумя подродами, несмотря на существующую между ними разницу в степени срастания цветочной трубки. Следуя Стефанову, Krause (1930), Melchior (1964), Huber (1969) признают единый род *Colchicum*. Авторы же «Флоры СССР» (Черняховская, 1935), «Флоры европейской части СССР» (Цвелев, 1979) и «Флоры Европы» (Brickell, 1980; Valdés, 1980; Valentine, 1980) не принимают трактовку Стефанова и возвращаются к признанию трех отдельных родов.

Исследование оболочек плода и семени представителей родов *Colchicum*, *Merendera*, *Bulbocodium* убедили нас в их очень большой близости. Более того внутри родов *Colchicum* и *Merendera* намечаются сходные морфологические типы, а именно в обоих родах встречаются группы видов, которые отличаются друг от друга разной степенью утолщения клеточных стенок в оболочках плода и семени, что обусловливает худшую (в случае незначительных утолщений) или лучшую (более развитые утолщения) их сохранность. Оба рода, следовательно, характеризуются сходными линиями экологической адаптации, что является еще одним аргументом в пользу их объединения. Структурных различий по исследованным признакам у этих родов нет. Этот вопрос не может считаться окончательно решенным, но в настоящее время мы склоняемся к мнению Стефанова о признании единого рода *Colchicum*.

Перейдем к особенностям семенных покровов представителей рода *Burchardia*. Buxbaum (1937) обнаружил сходство между представителями трибы *Iphigenieae* подсем. *Wurmbaeoideae* и родом *Gagea* подсем. *Lilioideae* и считал эти группы растений связующими звеньями между данными подсемействами. Мы не изучали представителей трибы *Iphigenieae* sensu Buxbaum, но ряд систематиков (Engler, Prantl, 1888; Krause, 1930; Hutchinson, 1973; Takhtajan, 1980) часто включают представителей этой трибы и род *Burchardia* в одну группу. Интересно отметить сходство в структуре семенных покровов у представителей родов *Burchardia* и *Gagea* (Оганезова, 1980). В обоих родах наружный интегумент фактически составлен только двумя слоями клеток, утолщения клеточных стенок незначительны, слабо утолщены клеточные стенки внутренней эпидермы наружного интегумента, внутренний же интегумент без утолщений на клеточных стенках. Мы отмечали ранее (Оганезова, 1980) обособленное положение рода *Gagea* в подсем. *Lilioideae*, в настоящее время мы говорим об обособленности рода *Burchardia* в подсем. *Wurmbaeoideae*. Возможно, связь между вышеназванными подсемействами, замеченная Buxbaum (1937), а позже и Huber (1969) (в выделенную этим автором группу колхикоидных лилейных входят *Melanthioideae* s. str. и *Wurmbaeoideae* вместе с *Lilioideae*), действительно существует, хотя остальные исследованные роды *Wurmbaeoideae* практически не имеют черт сходства в структуре семенных покровов с представителями *Lilioideae*.

Определенное сходство в структуре семенной кожуры есть между представителями *Wurmbaeoideae* и *Asparagoideae* (Оганезова, 1981). Это выражается прежде всего в сохранении и дифференциации внутреннего интегумента, а также в развитии многослойного эндосперма с утолщенными клеточными стенками. Интересно отметить полную аналогию в структуре сочных семян у *Glorioseae* и плодов-ягод некоторых спаржевых. Структура эндосперма сближает представителей подсемейств *Wurmbaeoideae* и *Scilloideae* (Оганезова, 1982).

Заключение

Изученные признаки макро- и микроморфологии семени специфичны для представителей подсем. *Wurmbaeoideae* и дают возможность отличать его от близкого подсем. *Melanthioideae*. Включение в состав *Wurmbaeoideae* рода *Uvularia* полностью подтверждается настоящим исследованием.

Выявлены специфические признаки, характеризующие отдельные трибы и роды, на основании которых мы решили присоединиться к мнению Стефанова (1926) о едином роде *Colchicum*.

Сравнение по изучаемому признаку представителей подсем. *Wurmbaeoideae* с остальными исследованными подсемействами лилейных показало, что сходство между ними ограничивается отдельными признаками. Вероятно, это свидетельствует о достаточно независимом систематическом положении *Wurmbaeoideae*. В то же время наличие некоторого сходства — наибольшего с *Melanthioideae* s. str. и в меньшей степени — с *Asparagoideae*, *Lilioideae* и *Scilloideae*, более того — перекрывание намеченных по изучаемому признаку связей между подсемействами, например существование сходства между *Melanthioideae* и *Lilioideae*, с одной стороны, и *Wurmbaeoideae* и *Lilioideae* — с другой, свидетельство естественности их объединения в одну группу.

ЛИТЕРАТУРА

Комар Г. А. Ариллусы, их природа, строение и функции. — Бот. журн., 1965, т. 50, № 5, с. 715—724. — *Комар Г. А.* Ариллусы и ариллусоподобные образования у некоторых *Liliales.* — Бот. журн., 1978, т. 63, № 7, с. 937—954. — *Каменский К. В.* Морфолого-анатомические особенности семян сорно-полевых *Liliaceae* — лилейных и *Iridaceae* — касатиковых. — Тр. прикл. бот., ген. и сел., 1931, т. 25, № 4, с. 59—108. — *Оганезова Г. Г.* Об анатомической структуре плода и семени некоторых лилейных в связи с систематикой семейства *Lilioideae* s. str. — Биол. журн. Армении, 1980, № 5, с. 487—495. — *Оганезова Г. Г.* Анатомическая структура плода и семени представителей подсемейства *Asparagoideae* в связи с систематикой. — В кн.: Флора, растит., растит. ресурсы АрмССР, 1981, т. 8, с. 131—148. — *Оганезова Г. Г.* Об анатомической структуре плода и семени некоторых лилейных в связи с систематикой семейства. II. *Scilloideae.* — Бот. журн., 1982, т. 67, № 6, с. 729—742. — *Оганезова Г. Г.* Морфолого-анатомические особенности плода и семени некоторых представителей *Melanthioideae* s. str. (*Liliaceae*) в связи с их систематикой и филогенией. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 6, с. 772—781. — *Стефанов Б.* Монография на рода *Colchicum.* София, 1926. 100 с. — *Тахтаджян А. Л.* Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 611 с. — *Тонян Ц. Р.* О различных формах цветка у *Merendera trigyna.* — ДАН АрмССР, 1949, т. 10, № 4, с. 183—188. — *Троицкий Н. А.* К биологии цветения некоторых кавказских представителей порядка *Liliiflorae.* — Вестн. Тифл. бот. сада, 1920, вып. 49, № 1, с. 1—30. — *Цвелев Н. Н.* Роды *Colchicum* и *Bulbocodium.* — В кн.: Флора европейской части СССР, т. 4. Л.: Наука, 1979, с. 218—220. — *Черняховская Е. Г.* Роды *Colchicum*, *Merendera*, *Bulbocodium.* — В кн.: Флора СССР, т. 4. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1935, с. 15—30. — *Baillon H.* Histoire des plantes. Monographie des Liliacées, t. 12. Paris, 1894. 611 p. — *Brickell C. D.* Genus *Colchicum* L. — In: Flora Europaea, vol. 5. Cambridge. 1980. — *Buxbaum F.* Vergleichende Anatomie der *Melanthioideae.* — Fed. Repert, Beih., 1925, Bd 29, S. 1—80. — *Buxbaum F.* Die Entwicklungslinien der *Lilioideae.* — Bot. Arch., 1937, Bd 38, Hf 2, S. 213—398. — *Dahlgren R.* A system of classification of the angiosperms to be used to demonstrate the distribution of characters. — Bot. Not. (Lund), 1975, vol. 128, N 1, p. 119—147. — *Daumann E.* Das Blütennektarium der Monocotyledonen unter besonderes Berücksichtigung seiner systematischen und phylogenetischen Bedeutung. — Fed. Repert, 1970, Bd 80, Hf. 7—8, S. 463—590. — *Endlicher S.* Genera plantarum secundum ordines naturales disposita. Vindabonnae, 1836—1840. 1483 p. — *Engler A.*, *Prantl K.* Die natürlichen Pflanzenfamilien, Teil 2, Abt. 5, 1888. 162 S. — *Huber H.* Die Samenmerkmale und Verwandtshaftsverhältnisse der Liliifloren. — Mitt. Bot. Staatsamml. München, 1969, Bd 8, S. 219—538. — *Hutchinson J.* The families of flowering plants, vol. 2. Monocotyledons: London, 1934. 305 p. — *Hutchinson J.* The families of flowering plants. Oxford, 1973. 743 p. — *Krause K. Liliaceae.* — In: *Engler* und *Prantl.* Die natürlichen Pflanzenfamilien. Aufl. 2, Abt. 15, 1930. 227 S. — *Lonay H.* Analyse coordonnée des travaux relatifs á l'anatomie des teguments seminaux. — Arch. Inst. Bot. Univ. Liége, 1907, N 4, p. 3—146. — *Melchior H.* Reihe Liliiflorae. — In: Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien. Berlin, 1964, Aufl. 12, Bd 2, S. 513—543. — *Netolitzky F.* Anatomie der Angiospermen-Samen. Berlin, 1926, Bd 2, Abt. 2, Teil B. 364 S. — *Nordhagen R.* Über die Zuckeranscheidung der Samen einiger Colchicum-arten und ihre biologische Bedeutung. — Bergens Mus. Aarb., Naturvid. rek., 1933, N 2, S. 1—16. — *Nordhagen R.* Remarks on some new or little known myrmecochorous plants from North America and East Asia. — Bul. Res. Coun. Isr., Sect. D, Bot., 1959, vol. 7, N 3—4, p. 184—201. — *Pijl L., van der.* On the arilloids of *Nephelium*, *Euphorbia*, *Lithchi* and *Aesculus* and seed of *Sapindaceae* in general. — Acta Bot. Neerl., 1957, vol. 6, N 5, p. 618—641. — *Pijl L., van der.* Principles of dispersal in higher plants. Berlin, 1969. 154 p. — *Sernander R.* Entwurfeiner Monographie der europäischen Myrmekochoren. — Kongl. Svenska Vet. Akad. Handl., 1906, vol. 41, N 7, p. 1—410. — *Sterling C.* Comparative morphology of the carpel in the *Liliaceae*: *Neodregeae.* — Bot. J. Linn. Soc., 1972, vol. 65, N 2, p. 163—171. — *Sterling C.* Comparative morphology of the carpel in the *Liliaceae*: *Uvularieae.* — Bot. J. Linn. Soc., 1977, vol. 74, N 4, p. 345—354. — *Takhtajan A. L.* Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). — Bot. Rew., 1980, vol. 46, N 3, p. 226—359. — *Thorne R. F.* Synopsis of a putative phylogenetic classification of the flowering plants. — Aliso, 1965, vol. 6, N 4, p. 57—66. — *Valdés B.* Genus *Merendera* Ramond. —

In: Flora Europaea, vol. 5. Cambridge, 1980, p. 25. — *Valentine D*. Genus *Bulbocodium* L. — In: Flora Europaea, vol. 5. Cambridge, 1980, p. 25. — *Wunderlich R*. Zur Frage der Phylogenie der Endospermtypen bei den Angiospermen. — Österr. Bot. Zeitschr., 1959, Bd 106, Hf 34, S. 203—293.

Институт ботаники АН АрмССР,
Ереван.

Получено 3 IX 1982.

SUMMARY

On the basis of fruit and seed studies of the representatives of *Wurmbaeoideae* it is considered natural to include it into the genus *Uvularia*. Features specific for tribes and genera have been established within the structure of the seed peel and this has allowed the author to recognise the volume of the genus *Colchicum* in the meaning of Stefanov (1926). The comparison with the rest investigated *Liliaceae* (Oganezova 1980, 1981, 1982) showed the independency of the *Wurmbaeoideae* systematic position. Close relationship exists between *Wurmbaeoideae* and *Melanthioideae* s. str., whereas *Asparagoideae* and *Lilioideae* are only slightly related.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.481+581.483 : 582.671.2

И. И. Шамров, Т. Б. Батыгина

РАЗВИТИЕ ЗАРОДЫША И ЭНДОСПЕРМА У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *CERATOPHYLLACEAE*

I. I. SHAMROV, T. B. BATYGINA. THE DEVELOPMENT OF THE EMBRYO AND ENDOSPERM IN REPRESENTATIVES OF THE FAMILY *CERATOPHYLLACEAE*

Приведены данные о развитии и строении зародыша, эндосперма, зрелого семени и плода у 3 видов сем. *Ceratophyllaceae*. Эмбриогенез соответствует Polygonum-вариации Asterad-типа. Целлюлярный эндосперм сохраняется в виде пленки в халазальной части семени. Зрелый зародыш представлен сильно дифференцированным эпикотилем, 2 массивными семядолями, гипокотилем и корешком. Семенная кожура, как правило, 1-слойная и формируется из интегумента. Перикарп состоит из экзо-, мезо- и эндокарпа, различающихся происхождением и строением.

Ранее были изучены строение пыльника и семяпочки (Батыгина и др., 1980, 1982; Батыгина, Шамров, 1981а, б, 1983; Шамров, 1981, 1983а, б). В предлагаемом исследовании рассматриваются вопросы развития зародыша и эндосперма у 3 видов сем. *Ceratophyllaceae*. Литературные данные, особенно относительно эмбриогенеза у представителей этого семейства, крайне отрывочны. В данной работе они значительно расширены и могут быть использованы при решении вопросов систематики и филогении роголистниковых.

Материал и методика исследования

Объектами исследования были 3 вида роголистника (*Ceratophyllum demersum*, *C. pentacanthum*, *C. submersum*). Материал собран в течение 1978—1980 гг. в местах естественного произрастания в Ленинградской (пруды Павловского парка) и Харьковской (старица р. Уды около пос. Песочин) областях, а также в Хоперском государственном заповеднике (Воронежская обл.).

Завязи после цветения и опыления до образования зрелых семян фиксировали в смеси FAA и обрабатывали по общепринятой цитоэмбриологической методике (Паушева, 1970). Развитие семени изучали на продольных срезах толщиной 10—12 мкм. Препараты окрашивали генциан-виолетом по Ньютону и сафранином по Кертису. Для подкраски цитоплазмы и оболочек использовали оранж «Ж» в гвоздичном масле, светлый зеленый и алциановый синий. Крахмал в эмбриональных структурах определяли при помощи иодной реакции. Качественное определение жиров в зрелых семенах исследовали суданом III. Для выявления кислых мукополисахаридов использовали алциановый синий (Steedman, 1950). Для выяснения некоторых этапов дифференциации и роста зародыша применяли метод культуры in vitro. Зародыши на стадии появления бугорков семядолей высаживали на модифицированную питательную среду Мурасиге и Скуга (Васильева, Батыгина, 1981). Продолжительность культивирования составляла 30—35 дней. Зародыши выращивали в пробирках, помещенных в термокамеры с люминесцентными лампами (1.0—1.5 тыс. лк) при температуре 26 °С.

Результаты исследования и обсуждение

Эмбриогенез. Развитие зародыша у роголистниковых ранее почти не изучалось. Имеются лишь фрагментарные данные по *C. submersum* (Strasburger, 1902), на основании которых эмбриогенез в сем. *Ceratophyllaceae* определен как *Penaea*-вариация *Asterad*-типа (Johansen, 1950; Davis, 1966).

У изученных нами видов рода *Ceratophyllum* после оплодотворения первым начинает делиться первичное ядро эндосперма, в то время как ядро зиготы находится в состоянии покоя. Зигота у *C. demersum*, *C. pentacanthum* и *C. submersum* грушевидной формы, с небольшими вакуолями, располагающимися пристенно в ее нижней части (рис. 1, *1*, *9*, *20*, *21*). Проэмбриональная фаза развития зародыша начинается с деления зиготы. Она делится поперечно, образуя 2-клеточный проэмбрио (рис. 1, *2*, *10*, *22*). Апикальная клетка *ca* чуть меньше по размерам базальной *cb* и более густоплазменна. Следующее деление может произойти как в клетке *ca*, так и в клетке *cb* (рис.1, *3*, *11*, *12*, *23*, *24*). Апикальная клетка делится продольно, базальная — поперек. Таким образом, в результате второй клеточной генерации возникает Т-образный проэмбрио из 4 клеток, расположенных в 3 яруса: верхний ярус представлен двумя смежными клетками, дериватами клетки *ca*; средний *m* и нижний *ci* ярусы, состоящие из одной клетки, являются производными клетки *cb* (рис. 1, *4*, *14*, *25*).

Затем клетки верхнего яруса делятся продольно, вступая в стадию квадрантов (рис. 1, *5*, *15*, *26*, *27*). Клетка *m* делится продольно, а клетка *ci* — наклонно (рис. 1, *6*, *16*, *27*). У *C. pentacanthum* последняя клетка делится обычно поперечно, образуя клетки *n* и *n'* (рис. 1, *7*). Следовательно, в результате третьей клеточной генерации проэмбрио состоит из 8 клеток, расположенных у *C. demersum* и *C. submersum* в 3 яруса, а у *C. pentacanthum* — в 4.

4 клетки верхнего яруса дальше делятся поперечными или слегка наклонными перегородками, в результате чего возникшие клетки октанта располагаются в 2 яруса, каждый из которых состоит из 4 клеток (рис. 1, *7*, *17*, *29*). В ярусе *m* за счет делений, сопровождающихся заложением продольных перегородок, образуются 4 клетки (рис. 1, *7*, *17*, *29*). Таким образом, после четвертой генерации проэмбрио у *C. demersum* и *C. submersum* представлен 4 ярусами (*l*, *l'*, *m*, *ci*), у *C. pentacanthum* — 5 (*l*, *l'*, *m*, *n*, *n'*). В дальнейшем в клетках яруса *l* перегородки ориентируются по диагонали, а *l'* — поперечно (рис. 1, *8*, *18*, *31*). Затем в ярусах *l*, *l'* и *m* закладываются тангентальные перегородки, отделяющие эмбриодерму (рис. 1, *19*, *32*, *33*). С вычленением эмбриодермы во всех ярусах проэмбрио заканчивается проэмбриональная фаза эмбриогенеза у изученных видов роголистника. К этому времени зародыш становится глобулярным и состоит из 40—45 клеток.

Последующее развитие зародыша детально изучено у *C. demersum*. Характер заложения перегородок в различных ярусах глобулярного зародыша проследить нельзя. Деления идут в них в различных направлениях. Зародыш сильно увеличивается в размерах (рис. 1, *34*), и дальнейшее его развитие сопровождается гистогенной дифференциацией. Интенсивные деления клеток в латеральных, а затем в апикальной частях зародыша приводят к образованию бугорков семядолей и апекса побега, что происходит почти синхронно (рис. 1, *35—38*). Дифференциация апекса побега идет в соответствии со вторым типом классификации R. Souéges (1934). Нижняя часть зародыша преобразуется в гистогены, согласно первому типу этой классификации (рис. 1, *38—43*). Гистогенез в апексе корня осуществляется по неупорядоченному типу (Воронкина, 1975). Дерматоген отсутствует, граница между периблемой и чехликом выражена неотчетливо.

Таким образом, в общем пути развития зародыша от зиготы до зрелого состояния четко обнаруживается функциональное значение каждого из его ярусов. Ярус *l* дает начало семядолям и апексу побега, *l'* — верхней части гипокотиля, *m* — его нижней части, *ci* — чехлику корня. Подвесок отсутствует. Схема, по которой протекает развитие зародыша у *C. demersum*, *C. pentacanthum* и *C. submersum*, следующая

$$ca = pco + pvt + {}^1/_2 phy,$$
$$cb = {}^1/_2 phy + icc + iec + co,$$

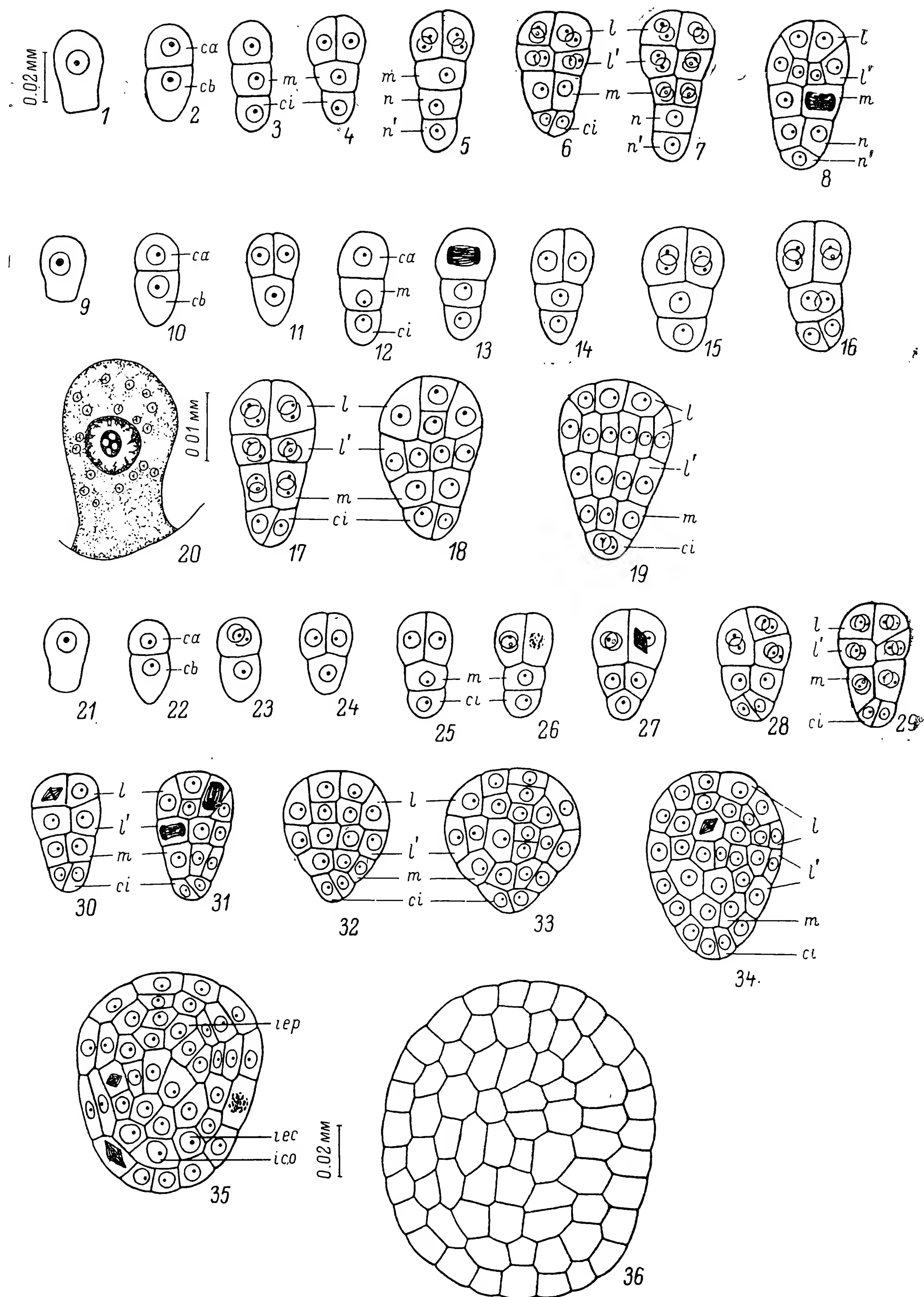


Рис. 1. Развитие зародыша у *Ceratophyllum pentacanthum* (*1—8*), *C. submersum* (*9—19*) и *C. demersum* (*20—43*).

где *pco* — семядоли, *pvt* — точка роста стебля, *phy* — гипокотиль, *icc* — инициали центрального цилиндра корня, *iec* — инициали коры корня, *co* — инициали чехлика.

Эмбриогенез у изученных видов рода *Ceratophyllum* сходен с таковым у представителей сем. *Polygonaceae*. В проэмбрио роголистника так же четко выделяются ярусы *l* и *l'*, что характеризует Polygonum-вариацию Asterad-типа (Jo-

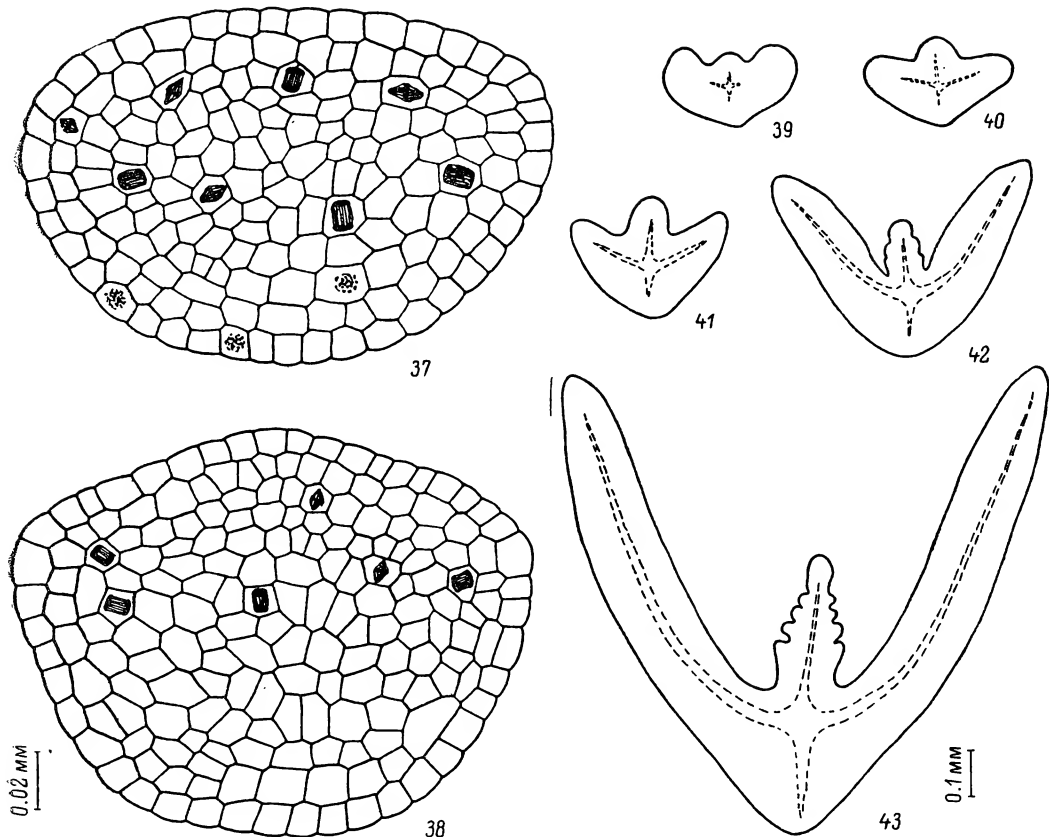
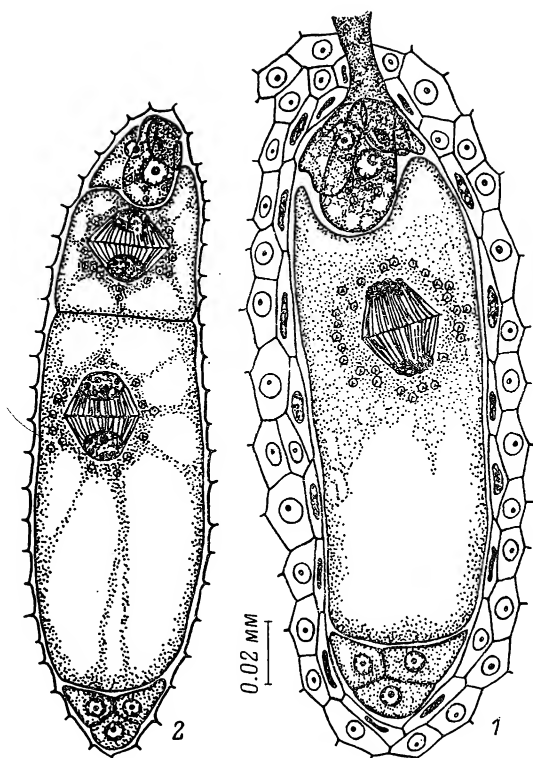


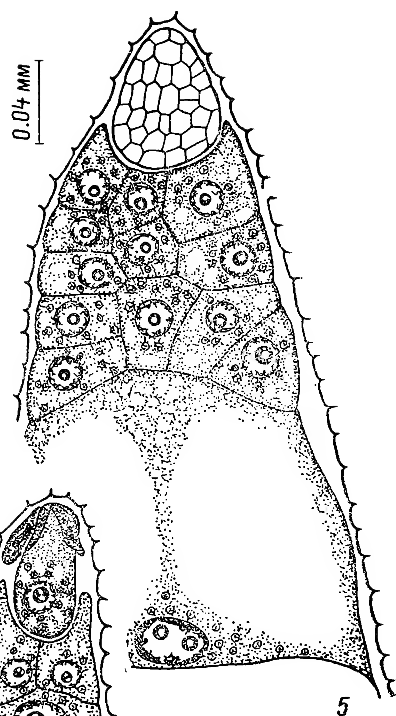
Рис. 1 (*продолжение*).

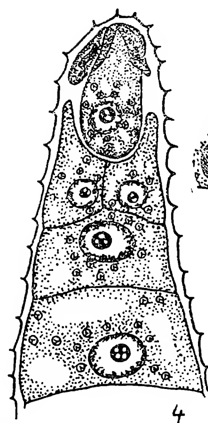
hansen, 1950) или Polygonum-тип (Yamazaki, 1974) и соответствует III мегархетипу серии А первого периода системы Souéges (1939).

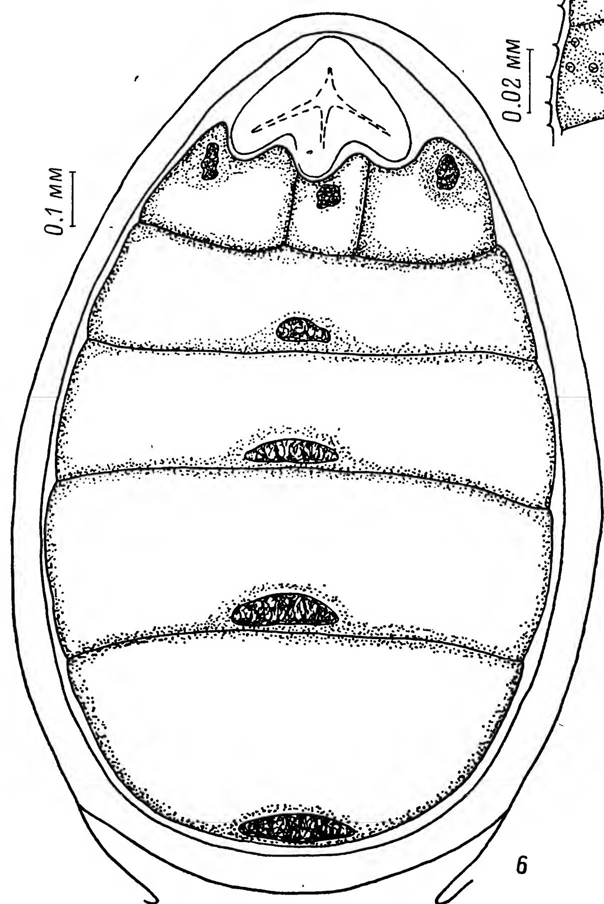
Эндосперм. У *C. demersum*, *C. pentacanthum* и *C. submersum* эндосперм формируется по целлюлярному типу. Первое деление происходит в микропилярной части первичной клетки эндосперма (рис. 2, *1*). В результате деления образуются 2 неравные клетки эндосперма: меньшая верхняя и большая нижняя. Перегородка между ними располагается поперечно или наклонно относительно продольной оси зародышевого мешка. E. Strasburger (1902) считал, что нижняя клетка затем не делится и весь эндосперм возникает за счет делений верхней клетки. R. Sastri (1955) отмечал ее деление на стадии глобулярного зародыша. По нашим данным, второе деление происходит синхронно в обеих клетках (рис. 2, *2*). Фигуры деления располагаются параллельно направлению первого деления. Они лежат в верхних частях клеток, что приводит к образованию 4 неравных клеток. В дальнейшем деление идет только в самой верхней клетке эндосперма. Перегородка между дочерними ядрами ориентируется поперек зародышевого мешка. Клетки, возникшие при этом, также различаются величиной. Таким образом, в результате первого этапа развития эндосперма последний представлен 5 клетками (рис. 2, *3*). Размеры ядер и клеток, их вакуолизация уменьшаются в направлении халаза — микропиле. Самая большая халазальная клетка имеет более крупное ядро и сильнее вакуолизирована. Клетки эндосперма различной формы. Халазальная клетка удлиненной формы, с закругленной нижней частью, длина ее в 1.5—2 раза больше ширины. Вышележащие клетки имеют прямоугольную форму, причем длина меньше или равна их ширине.

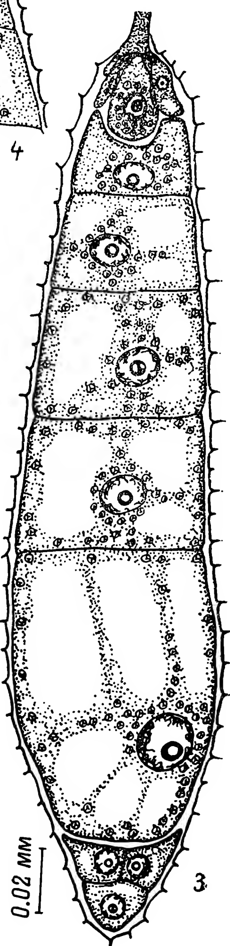
Затем делится только микропилярная клетка эндосперма. Ядра нижних клеток увеличиваются в размерах, занимая постепенно пристенное положение. Эти клетки выполняют, вероятно, гаусториальную функцию в питании зародыша. Перед делением зиготы микропилярная клетка эндосперма делится так, что


2
0.02 мм
1


0.04 мм
5


0.02 мм
4


0.1 мм
6


0.02 мм
3

перегородка ориентируется уже не параллельно, а перпендикулярно по отношению к предыдущим (рис. 2, *4*). В дальнейшем клетки делятся в различных направлениях, в результате чего вокруг формирующегося зародыша образуется мелкоклеточная ткань эндосперма с густоплазменными клетками. Следует отметить, что ориентация перегородок между ядрами эндосперма у исследованных видов роголистника различается. У *C. demersum* они располагаются обычно наклонно либо продольно, у *C. pentacanthum*, как правило, наклонно, у *C. submersum* строгая ориентация в направлении перегородок не наблюдается (рис. 2, *5*). Сформированный эндосперм в микропилярной части у *C. demersum* и *C. pentacanthum* представлен несколькими клетками (до 10), у *C. submersum* число клеток больше (около 30), однако они меньших размеров.

Этапу сформированного эндосперма соответствует глобулярный зародыш. На этой стадии развития эндосперм заполняет всю полость зародышевого мешка. Его довольно крупные ядра лежат в тяже цитоплазмы, проходящем вдоль продольной оси клетки. В ядрах имеется по одному ядрышку. Затем эндосперм начинает проявлять признаки дегенерации, ядра гипертрофируются и разрушаются (рис. 2, *6*).

В ходе эмбрио- и эндоспермогенеза обнаруживаются крахмал и глобулы, представленные кислыми мукополисахаридами.

П л о д и с е м я. Плод роголистника — односеменной орешек (4—5×2—3×1.5—2.0 мм). Перикарп зрелого плода состоит из 3 частей: экзо-, мезо- и эндокарпа, различающихся по происхождению и строению (рис. 3, *3*). Экзокарп, представленный 2—3 слоями клеток, возникает из наружной эпидермы стенки завязи. Эндокарп образован внутренней эпидермой стенки завязи и 9—11 вышележащими слоями. Остальные слои формируют мезокарп (2—3 у *C. submersum*, 5 — у *C. pentacanthum*, 6—7 — у *C. demersum*). Границей между частями перикарпа являются слои клеток, в которых очень рано обнаруживаются признаки дегенерации содержимого и наблюдается утолщение оболочек. По мере созревания плода в мезокарпе образуются воздушные полости, а в сохраняющихся клетках обнаруживается танин.

Семя роголистника сверху покрыто тонкой кожурой, под которой сохраняются 1—3 слоя клеток нуцеллярного происхождения. Семенная кожура возникает из интегумента, клетки которого после оплодотворения начинают уплощаться и значительно удлиняются. Происходит сокращение числа слоев и наблюдается дегенерация содержимого клеток. В сформированной семяпочке интегумент 5—6-слойный в основании и 1-слойный в апикальной части. Кожура зрелого семени обычно 1-слойная и лишь в халазальной части 2—3-слойная (рис. 3, *2*).

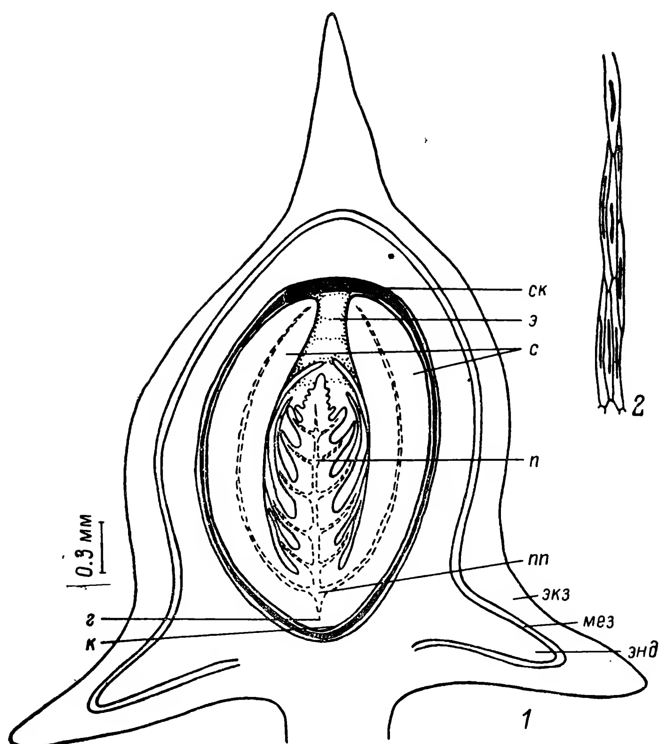
Зрелый зародыш представлен 2 массивными, продолговато-яйцевидными семядолями, между которыми располагаются сильно дифференцированная почечка бледно-зеленого цвета из 8—10 мутовок листьев. Имеются гипокотиль и зародышевый корешок. Прокамбиальный тяж из удлиненных густоплазменных клеток входит в каждую семядолю и почечку. Из проводящей системы оси почечки в каждый лист входит 1 пучок (рис. 3, *1*). Эндосперм в зрелом семени присутствует в виде тонкой пленки между верхними листьями почечки и семядолями. Запасные питательные вещества представлены крупнозернистым крахмалом и жиром (последний отмечал также T. Swain, 1963).

Обе семядоли зрелого зародыша обычно развиты одинаково. Однако в ряде случаев обнаружены зародыши, у которых они различались размерами. Это было отмечено при изучении эмбриологических препаратов, а также при культивировании зародышей в культуре in vitro. Кроме того, у *C. submersum* зародыши с различающимися семядолями удалось наблюдать в момент прорастания.

Таким образом, развитие зародыша и эндосперма у представителей сем. *Ceratophyllaceae* характеризуется следующими особенностями. Эмбриогенез соответствует Polygonum-вариации Asterad-типа. Зрелый зародыш расчленен

Рис. 2. Развитие эндосперма у видов рода *Ceratophyllum*.

1, 4, 6 — C. demersum; 2 — C. pentacanthum; 3, 5 — C. submersum.



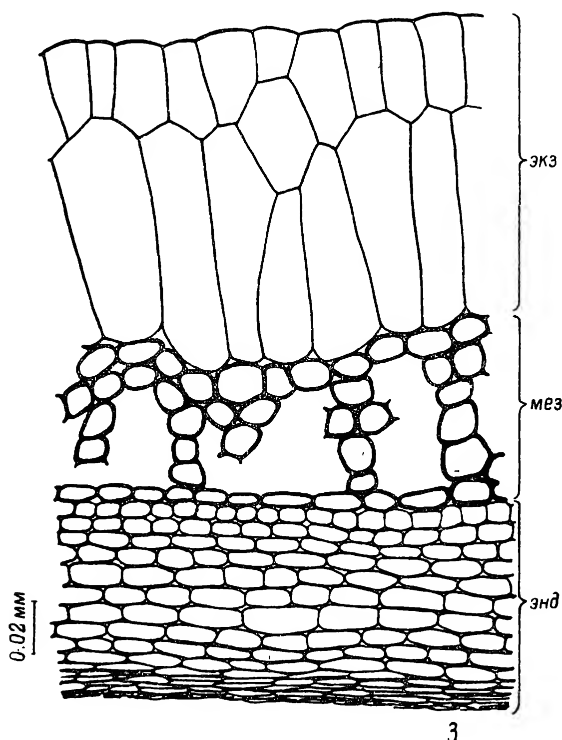


Рис. 3. Строение зрелого плода и семени (*1*) у *Ceratophyllum demersum* с фрагментами семенной кожуры (*2*) и перикарпа (*3*).

ск — семенная кожура и сохраняющиеся слои нуцеллуса, *э* — эндосперм, *с* — семядоли, *п* — почечка с листьями, *пп* — проводящий пучок, *г* — гипокотиль, *к* — корешок, *энд* — эндокарп, *экз* — экзокарп, *мез* — мезокарп.

на две семядоли, сильно дифференцированную почечку, гипокотиль и корешек. Отмечена склонность зародыша к гетерокотилии. Эндосперм целлюлярного типа. Первое деление сопровождается заложением поперечной, реже наклонной перегородки относительно продольной оси первичной клетки эндосперма. Ядро нижней клетки двуклеточного эндосперма делится только один раз. Основная часть эндосперма образуется из верхней клетки. Эндосперм потребляется в процессе развития зародыша и в зрелом семени представлен в виде тонкой пленки, окружающей почечку. Запасные питательные вещества семени накапливаются в основном в виде крахмала и жира.

Полученные нами данные, касающиеся эмбриологического исследования семейства в целом, будут обсуждены в последующей публикации при решении вопросов систематики и филогении сем. *Ceratophyllaceae*.

ЛИТЕРАТУРА

Батыгина Т. Б., *Кравцова Т. И.*, *Шамров И. И.* Сравнительная эмбриология представителей порядков *Nymphaeales* и *Nelumbonales*. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 8, с. 1071—1087. — *Батыгина Т. Б.*, *Шамров И. И.* Сем. *Ceratophyllaceae*. — В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений, т. 1. Л.: Наука, 1981а, с. 110—115. — *Батыгина Т. Б.*, *Шамров И. И.* Эмбриология нимфейных и лотосовых. I. Развитие пыльника. — Бот. журн., 1981б, т. 66, № 12, с. 1696—1709. — *Батыгина Т. Б.*, *Шамров И. И.* Эмбриология нимфейных и лотосовых. Строение пыльцевого зерна. Некоторые особенности сопряженного развития пыльцевого зерна и стенки пыльника. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 9, с. 1177—1183. — *Батыгина Т. Б.*, *Шамров И. И.*, *Колесова Г. Е.* Эмбриология нимфейных и лотосовых. II. Развитие женских эмбриональных структур. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 9, с. 1179—1195. — *Васильева В. Е.*, *Батыгина Т. Б.* Культивирование in vitro зародышей и семяпочек лотоса, изолированных на разных стадиях развития. — Физиол. раст., 1981, т. 28, № 2, с. 319—327. — *Воронкина Н. В.* Гистогенез в апексах корней покрытосемянных растений и возможные пути его эволюции. — Бот. журн., 1975, т. 60, № 2, с. 170—187. — *Паушева З. П.* Практикум по цитологии растений. М.: Колос, 1970. 255 с. — *Шамров И. И.* Особенности строения пыльника у *Ceratophyllum demersum* и *C. pentacanthum* (*Ceratophyllaceae*). — Бот. журн., 1981, т. 66, № 10, с. 1464—1473. — *Шамров И. И.* Антэкологическое исследование трех видов рода *Ceratophyllum* (*Ceratophyllaceae*) — Бот. журн., 1983а, т. 68, № 10, с. 1357—1366. — *Шамров И. И.* Строение пыльника и некоторые особенности микроспорогенеза и развития пыльцевого зерна у представителей рода *Ceratophyllum* (*Ceratophyllaceae*). — Бот. журн., 1983б, т. 68, № 12, с. 1662—1667. — *Davis G. L.* Systematic embryology of the Angiosperms. N. Y. etc.: J. Wiley a. Sons, 1966. 528 p. — *Johansen D.* Plant embryology. Waltham, Mass.: Chronica botanica, 1950. 305 p. — *Sastri R. L.* The embryology of *Ceratophyllum demersum* L. — Proc. Ind. Sci. Congr., 1955, vol. 3, p. 226. — *Souèges R.* L'hypophyse et l'epiphyse: les problemes d'histogenèese qui leur sont liés, I, II. — Bul. Soc. Bot. France, 1934, t. 81, p. 734—758. — *Souèges R.* Embryogénie et classification. Paris: Hermann, 1939, fasc. 2. 95 p. — *Steedman H. F.* Alcian blue 8 GS: A new stain for mucin. — Quart. J. Micr. Sci., 1950, vol. 91, p. 477—479. — *Strasburger E.* Ein Beitrag zur Kenntnis von *Ceratophyllum submersum* und phylogenetische Erörterungen. — Jahrb. Wis. Bot., 1902, Bd 37, Hf 3, S. 477—526. — *Swain T.* Chemical plant taxonomy. London — N. Y.: Acad. Press, 1963. 543 p. — *Yamazaki T. A.* System of *Gamopetales* based on the embryology. — J. Facult. Sci. Univ. Tokyo, ser. 3, 1974, vol. 11, N 8—9, p. 263—281.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 10 XI 1983.

УДК (581.4 : 581.48) : (581.8 : 581.821 : 581.48) : 582.675 Бот. журн., т. 69, № 10

В. И. Трифонова

МОРФОЛОГИЯ СЕМЯН И АНАТОМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СЕМЕННОЙ КОЖУРЫ РЯДА ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДОВ *ACONITELLA, DELPHINIUM* И *ACONITUM* (*RANUNCULACEAE*)

V. I. TRIFONOVA. MORPHOLOGY OF SEEDS AND ANATOMICAL CHARACTERISTICS OF SEED-COAT IN SOME SPECIES OF THE GENERA *ACONITELLA, DELPHINIUM* AND *ACONITUM* (*RANUNCULACEAE*)

Приводятся результаты изучения анатомического строения семенной кожуры 9 представителей родов *Aconitella*, *Delphinium* и *Aconitum*. Проведенный анализ спермодермы подтвердил правильность выделения самой молодой и эволюционно продвинутой группы видов, относимой к роду *Consolida*, в самостоятельный род *Aconitella*. На основании результатов исследования четырех родов трибы *Delphineae* (*Consolida*, *Aconitella*, *Delphinium* и *Aconitum*) была сделана попытка проследить филетические связи между ними.

Как уже упоминалось в предыдущей публикации (Трифонова, 1984), исследования анатомического строения семенной кожуры представителей сем. *Ranunculaceae* довольно скудны и отрывочны. Еще менее изучены представители трибы *Delphineae* — естественной группы однолетних и многолетних травянистых растений с зигоморфными цветками и 1—7-многосеменными листовками. J. Godfrin (1880) приводит описания и рисунки семенной кожуры *Aconitum napellus* L. и *Delphinium staphysagria*, а H. Lonay (1901) — одного вида рода *Consolida* и нескольких видов родов *Aconitum* и *Delphinium*. В более поздней сводке F. Netolitzky (1926) мы находим описание трех представителей этой трибы из уже изученных ранее. В 1969 г. B. Wojciechowska-Makulec исследовала семенную кожуру 15 видов рода *Aconitum*. Что касается рода *Aconitella*, то его семенная кожура не исследовалась никем.

Мы исследовали семенную кожуру и поверхность семян у 5 из 10 известных к настоящему времени видов рода *Aconitella* и у нескольких видов родов *Delphinium* и *Aconitum*, представителей разных подродов. Материалом для исследования служили гербарные образцы, собранные как автором, так и другими коллекторами и хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE). Применяемая методика подробно описана нами ранее (Трифонова, 1971, 1984). Так как при описании поверхности семян мы пользовались терминологией, предложенной E. Huth (1895) для семян рода *Delphinium* s. l. (включая *Consolida* и *Aconitella*), остановимся на ней несколько подробнее. Huth разделил весь род на 2 группы. К одной группе он отнес семена в поперечном сечении 3-гранные (редко 4—5-гранные), а к другой — округлые. Среди 3-гранных семян он в свою очередь выделил еще 3 группы. В первую из них попали семена, покрытые поперечными рядами эпидермальных выростов разной степени срастания:[1] в виде отдельных чешуек, оттопыренных на ребрах (distincte squamata), или в виде чешуек, сросшихся по две и более в пластинки, но еще хорошо различимых (lamellato-squamata), или уже полностью сросшихся в пластинки (exacte lamellata). Во вторую — семена гладкие или поперечно-морщинистые. Последние — крупные (3—4 мм дл. и шир.), окаймленные по краям, он выделил в группу rugulosa. Гладкие семена могут быть тонкими, тупотрехгранными, с крыльями по краями (alata), или толстыми, блестящими, иногда неясно 3-гранными, часто с крыльями вокруг верхушечного рубчика и на противоположной стороне (subalata). Среди семян округлых в поперечном сечении встречаются шаровидные (или полушаровидные), с поперечными рядами эпидермальных выростов в виде чешуек, полностью сросшихся в пластинки (globosa), или бочковидные, гладкие, без крыльев (simplicia). Позднее

[1] Именно такого типа семенами характеризуются роды *Consolida* и *Aconitella*, в то время как представители рода *Delphinium* имеют семена всех указанных Huth (1895) типов.

Lonay (1901), исследовавший строение перикарпия и семенной кожуры в сем. *Ranunculaceae*, использовал особенности поверхности семян для разделения растений с многосеменными листовками.

Род *Aconitella* Spach

Три из исследованных нами видов этого рода (*A. aconiti*, *A. hohenackeri*, *A. anthoroidea*) характеризуются некрупными, от 1.1 до 1.4 мм шир. и от 1.8 до 2.2 мм дл., серовато-бурыми семенами. По форме эпидермальных выростов их можно отнести к группе lamellato-squamata или exacte lamellata. На гранях чешуйки короткие, сросшиеся в пластинки, на ребрах хорошо различимые, оттопыренные, в 2 раза более крупные, чем на гранях. У *A. barbata* более крупные, от 2.5 до 2.7 мм дл. и от 1.3 до 1.7 мм шир., и более светлые семена со своеобразными эпидермальными выростами. На ребрах чешуйки очень крупные, в 4—5 раз превышающие по длине чешуйки на гранях. Эпидермальные клетки, составляющие чешуйки, объемные, на концах шаровидно вздутые, а не пленчатые, как у остальных исследованных видов родов *Consolida* и *Aconitella*.

Семенная кожура 4—6-слойная, сформирована из двух интегументов. Клетки наружной эпидермы наружного интегумента с большими полостями и сильно утолщенными наружными стенками, скорее радиально, чем тангентально вытянутые. Паренхима представлена крупными, пустыми, часто почти несдавленными клетками. Спермодерма почти лишена гидрофильного содержимого.

A. hohenackeri (Boiss.) Soják (рис. 1, *А*; 2, *А*, *В* — см. вклейку). Семена 2.1—2.3 мм дл. и 1.1—1.2 мм шир., светло-коричневые или бурые. По форме эпидермальных выростов их можно отнести к группе lamellato-squamata. Семенная кожура 25—44 мкм толщ., с крупными, пустыми, часто почти несдавленными клетками внутренней эпидермы наружного интегумента.

Изученный образец: Armenia Turcica, iter orientale, 1889, N 1336, P. Sintenis (LE).

A. anthoroidea (Boiss.) Soják (рис. 1, *Б*). Семена сходные по форме и окраске с семенами предыдущего вида, лишь немного крупнее, 2.1—2.3 мм дл. и 1.3—1.5 мм шир. Семенная кожура от 29 до 51 мкм толщ., с большим числом рыхлолежащих слоев (до 5). Клетки наружной эпидермы наружного интегумента несколько мельче, чем у предыдущего вида.

Изученный образец: Kurdistan, Awihing VIII 1867, sine numero, C. Haussknecht (LE).

A. aconiti (L.) Soják (рис. 1, *В*). Семена серовато-бурые, несколько мельче, чем у *A. anthoroidea*, 1.6—1.8 мм дл. и 1.0—1.2 мм шир. Семенная кожура от 39 до 47 мкм шир., 5-слойная, более компактная, чем у *A. anthoroidea*. Клетки внутренней эпидермы внутреннего интегумента несколько более крупные, чем у *A. hohenackeri* и *A. anthoroidea*.

Изученный образец: Asia Minor, ad Hellespontum, 1883, sine numero, P. Sintenis (LE).

A. barbata (Bunge) Soják (рис. 1, *Г*; 2, *Г*). Семена 2.5—2.7 мм дл. и 1.3—1.7 мм шир., более светлые, чем у остальных видов. Чешуйки необычного вида, объемные, на концах шаровидно вздутые, на ребрах обычно в 4—5 раз крупнее, чем на гранях. Семенная кожура значительно толще, чем у остальных видов (от 50 до 100 мкм толщ.) и представлена большим числом слоев (6). Клетки наружной эпидермы наружного интегумента крупнее, чем у остальных исследованных видов этого рода, но с менее утолщенными наружными стенками. По строению семенной кожуры этот вид близок к роду *Consolida* (особенно секции *Brevipedunculatae*).

Изученный образец: юго-западная часть Киргизского Алатау, низкогорья у г. Джамбула, 18 VIII 1969, без номера, Р. Камелин (LE).

Род *Delphinium* L.

Как уже указывалось выше, форма семян и характер их поверхности у представителей этого рода крайне разнообразны: от листовидных до бочковидных и шаровидных, от 3-гранных до округлых в поперечном сечении; от покрытых

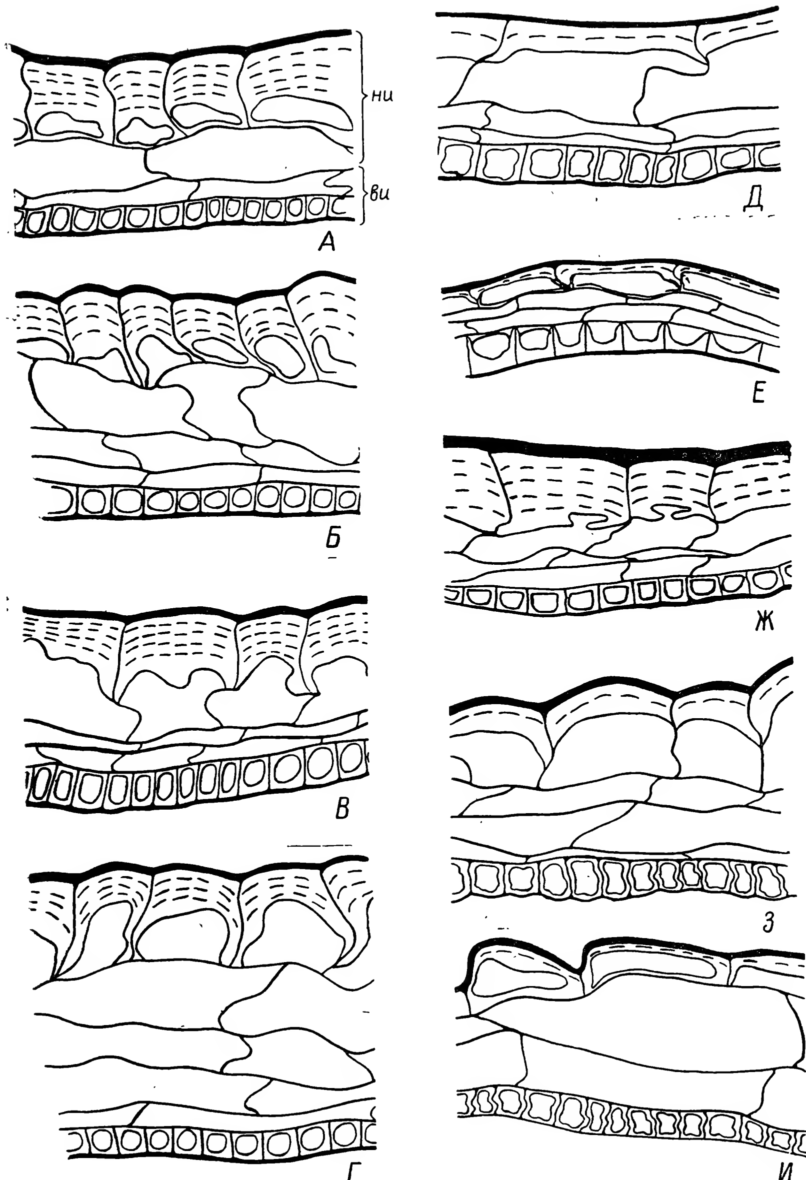


Рис. 1. Строение семенной кожуры некоторых представителей родов *Aconitella*, *Delphinium* и *Aconitum*.

А — *Aconitella hohenackeri*, *Б* — *A. anthoroidea*, *В* — *A. aconiti*, *Г* — *A. barbata*, *Д* — *Delphinium grandiflorum*, *Е* — *D. biternatum*, *Ж* — *D. peregrinum*, *З* — *Aconitum anthora*, *И* — *A. ranunculoides*. *ни* — наружный интегумент, *ви* — внутренний интегумент.

поперечными рядами чешуек или пластинок до морщинистых или голых; от крылатых до бескрылых со всеми многочисленными переходами. Размеры варьируют от 1.1 до 4 мм дл. Наибольший размер приводит Huth (1895) для *D. staphysagria*.

Семенная кожура формируется из двух интегументов, иногда, как указывает Lonay (1901), срастающихся в один. Клетки наружной эпидермы наружного интегумента разнообразной формы, от изодиаметральных, как у *D. staphysagria* (Lonay, 1901), до тангентально вытянутых. Наружные стенки этих клеток всегда утолщены. Степень их утолщения различна у разных подродов. У некоторых видов (*D. staphysagria*) также утолщены, хотя и в значительно меньшей степени, внутренние и боковые стенки (Lonay, 1901). Внутренние слои паренхимы, внутренняя эпидерма наружного интегумента и наружная эпидерма внутреннего интегумента обычно сильно сдавлены и плохо различимы на срезах зрелого семени. Внутренняя эпидерма внутреннего интегумента состоит из

хорошо сохранившихся некрупных клеток с равномерно утолщенными стенками. Иногда внутренние и боковые стенки более утолщенные, чем наружные. Остатки нуцеллуса в виде слоя тонкостенных, довольно сжатых клеток присутствуют у всех исследованных нами видов. Lonay (1901) указывает на исключение из этого правила: у *D. cardiopetalum* нуцеллус рано рассасывается и в зрелом семени не наблюдается. Первый слой эндосперма хорошо различается у разных видов и в ряде случаев может служить дополнительным признаком для разделения видов. В целях сравнения мы исследовали несколько представителей этого рода, относящихся к разным подродам.

Подрод *Delphinastrum* (DC.)Peterm.

D. grandiflorum L. (рис. 1, *Д*). Семена темно-коричневые, неясно трехгранные, с небольшими, узкими крыльями на ребрах и вокруг усеченной вершины, блестящие, с редкими очень коротенькими чешуйками. Семенная кожура 34—40 мкм толщ., 4—5-слойная. Клетки наружной эпидермы наружного интегумента крупнее, с большими полостями, тангентально вытянутые, с менее утолщенными наружными стенками, чем у представителей секций *Consolida* и *Macrocarpae* рода *Consolida*. Гидрофильное содержимое находится в основном во внутренних слоях.

Изученный образец: Сибирь, Иркутская губ., Балагановский уезд, окр. улуса Замотского, степной луг, 7 VII 1911, без номера, Н. Мальцев (LE).

Подрод *Oligophyllon* Dimitrova

D. biternatum Huth (рис. 1, *Е*). Семена 2.8—3.2 мм дл. и 1.8—2.1 мм шир., темно-коричневые, сходные по форме с семенами родов *Consolida* и *Aconitella*. Семенная кожура тонкая, 16—28 мкм толщ., обычно 4-слойная. Клетки наружной эпидермы наружного интегумента тангентально вытянутые, значительно меньше, чем у *D. grandiflorum*. Внутренние слои гомогенные, сильно сдавленные. Гидрофильное содержимое в основном во внутренних слоях.

Изученный образец: Семиреченская обл., окр. г. Верного, 16 VII 1887, без номера, Л. Килломан (LE).

Подрод *Delphinium*

D. peregrinum L. (рис. 1, *Ж*). Этот вид, так же как и ряд близких видов (*D. halteratum* и *D. cardiopetalum*), характеризуется полушаровидными семенами, покрытыми поперечными рядами эпидермальных выростов в виде чешуек, сросшихся в пластинки. Huth (1895) выделил растения с семенами такого типа в особую группу *Globosa*.

Семенная кожура 28—40 мкм толщ., обычно 4-слойная. Клетки наружной эпидермы наружного интегумента крупные, с очень сильно утолщенными наружными стенками, покрытыми толстым слоем кутикулы, менее тангентально вытянутые, чем у представителей предыдущих подродов. Гидрофильное содержимое находится во всех слоях спермодермы.

Изученный образец: Lot-et-Garonne, 4 IX, 1911, sine numero, Jean Jean (LE).

Род *Aconitum* L.

В целях сравнения мы исследовали тип рода: *A. anthora* и *A. ranunculoides*.

Форма и характер семени, насколько об этом можно судить по изученным нами видам, у представителей рода *Aconitum* весьма разнообразны. Семена обычно более или менее 3-гранные, обратнопирамидальные, гладкие или с поперечными рядами крыловидных морщинок, с крыльями на ребрах или без них.

Семенная кожура сформирована из двух интегументов. Клетки наружной эпидермы наружного интегумента тангентально вытянутые, с несильно утолщенными наружными стенками. Часть этих клеток, также как у вышеописанных родов, образует на поверхности семени выросты в виде чешуек или крыльев

и только у *A. napellus* крылья формируются за счет разрастания паренхимных клеток наружного интегумента. У этого вида в отличие от остальных сохраняется не 1—2, а несколько слоев нуцеллуса (Lonay, 1901). Внутренняя эпидерма внутреннего интегумента представлена клетками с равномерно утолщенными сильно извилистыми стенками. Гидрофильное содержимое находится в основном в наружных слоях спермодермы.

A. anthora L. (рис. 1, *З*). Семена темно-коричневые или черные, овально-трехгранные, на гранях с поперечными рядами пленчатых чешуек. Семенная кожура 50—66 мкм толщ., 5-слойная, с крупными, тангентально вытянутыми клетками наружной эпидермы наружного интегумента, с несильно утолщенными наружными стенками.

Изученный образец: Fl. Hungarica, Sárhegy ad app. Gyön-Gyös. Alt. 450 m, 21 IX, sine numero, J. B. Kimelec et G. Timko (LE).

A. ranunculoides Turcz. ex Ledeb. (рис. 1, *И*; 2, *Б*). Семена темно-коричневые, овально-трехгранные, с короткими крыльями.

Семенная кожура 39—44 мкм толщ., с выпуклыми наружными стенками клеток наружной эпидермы наружного интегумента и очень извилистыми клетками внутренней эпидермы внутреннего интегумента. Наружные слои семенной кожуры, так же как и у *A. ajanensis* Steinb., богаты гидрофильным содержимым.

Изученный образец: Каларский р-н, верховье Калара, в районе оз. Ам-Мудиха, долина ручья, лиственные насаждения, 5 VIII 1932, № 655, Н. Савич (LE).

Семенная кожура исследованных нами родов формируется из двух интегументов и характеризуется рядом общих черт, с одной стороны, говорящих о примитивности строения (наличие многослойного наружного интегумента с относительно хорошо сохранившимися слабо дифференцированными паренхиматическими слоями), а с другой — об определенной ее продвинутости (наличие разнообразных по форме, размерам и происхождению эпидермальных выростов и гидрофильного содержимого). По ряду таких признаков, как форма клеток наружной эпидермы наружного интегумента и степень утолщенности их наружных стенок, количество и расположение гидрофильного содержимого, эти роды достаточно четко отличаются друг от друга. Для разграничения видов внутри рода мы использовали менее существенные анатомические признаки: толщину спермодермы, число ее слоев, степень сохранности паренхиматических клеток, форму и размеры клеток наружной эпидермы наружного интегумента и ряд других.

На основании полученных данных оказалось возможным наметить филетические связи между родами *Consolida*, *Aconitella*, *Delphinium* и *Aconitum*. Эволюция внутри трибы шла в направлении сокращения слоев семенной кожуры и уменьшения ее толщины, а также дифференциации двух основных ее функций — всасывающей и защитной — с одновременным усилением последней. В результате функция защиты семени перешла в основном к наружной толстостенной эпидерме наружного интегумента. Это нашло отражение в изменении формы и размеров клеток: от крупных тангентально вытянутых со слабо утолщенными наружными стенками (*Aconitum*) к более мелким радиально вытянутым клеткам с сильно утолщенными наружными стенками, и в уменьшении и перемещении гидрофильного содержимого во внутренние слои. Остальные слои обоих интегументов, кроме внутренней эпидермы внутреннего интегумента, довольно сильно деформированы.

Переход от гладких и морщинистых семян к крылатым и чешуйчатым обеспечил в свою очередь возможность их более широкого распространения и повысил их жизнеспособность (Малютин, 1973). Эти изменения коррелируются с изменениями экзоморфных признаков. От мезофильных высокостебельных многолетних растений отделились сначала ксерофильные многолетники, а затем возникли однолетние виды с более продвинутым строением цветка.

Так, многолетний род *Aconitum* с морщинистыми или уже крылатыми семенами по форме тангентально вытянутых клеток со слабо утолщенными стенками наружной эпидермы наружного интегумента и расположению гидрофильного содержимого как во внутренних, так и в наружных слоях близок к пред-

ставителям наиболее примитивных подродов рода *Delphinium*: *Delphinastrum* и *Oligophyllon*, имеющих уже семена самой разнообразной формы.

У *Delphinium peregrinum* — представителя более молодой и в основном однолетней группы этого рода — семена уже только чешуйчатые, а клетки наружной эпидермы наружного интегумента хотя еще и тангентально вытянутые, но уже с заметно более утолщенными наружными стенками.

К этому подроду наиболее близки представители секции *Macrocarpae* рода *Consolida* с чешуйчатыми или пластинчатыми семенами, характерными для всего рода, и с клетками наружной эпидермы наружного интегумента с сильно утолщенными стенками. Функцию всасывания и переноса воды у видов данной секции все еще выполняют как наружные, так и внутренние слои спермодермы, богатые гидрофильным содержимым.

Представители секции *Consolida* характеризуются более разнообразным строением семенной кожуры — менее компактной, чем в секции *Macrocarpae*. Клетки наружной эпидермы наружного интегумента уже скорее радиально, чем тангентально вытянуты, небольшое количество гидрофильного содержимого находится в основном во внутренних слоях спермодермы.

Секция *Brevipedunculatae*, представленная ксерофильными видами, по строению семенной кожуры занимает обособленное положение. От обеих предыдущих секций и от рода *Aconitella* она отличается характером утолщений клеточных стенок наружной эпидермы. С другой стороны, она близка к видам секции *Consolida* расположением и количеством гидрофильного содержимого.

В наиболее молодой и эволюционно продвинутой группе видов — роде *Aconitella* — защитную функцию несут сходные по форме с клетками представителей рода *Consolida* клетки наружной эпидермы наружного интегумента с сильно утолщенными наружными стенками. Функцию всасывания и переноса воды несут внутренние слои спермодермы с небольшим количеством гидрофильного содержимого.

В результате проведенного исследования были подтверждены большая диагностическая ценность анатомических признаков и необходимость их применения для решения спорных вопросов систематики, а также возможность использования их для филетических построений.

ЛИТЕРАТУРА

Малютин Н. И. Филогения и систематика рода *Delphinium* L. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 12, с. 1710—1722. — *Трифонова В. И.* Сравнительно анатомическая характеристика семенной кожуры рода *Arabidopsis* Heynh. — Бот. журн., 1971, т. 56, № 8, с. 1161—1168. — *Трифонова В. И.* Морфология семян и анатомическая характеристика семенной кожуры рода *Consolida* (*Ranunculaceae*). — Бот. журн., 1984, т. 69, № 9, с. 1199—1205. — *Godfrin J.* Etude histologique sur les teguments seminaux des angiospermes. Nancy, 1880. 112 p. — *Huth E.* Monographie der Gattung *Delphinium*. — Bot. Jahrb., 1895, Bd 20, S. 322—499. — *Lonay H.* Contribution an anatomye des Ranunculacées. — Arch. Soc. Roy. Sci. Liege, 1901, t. 3. 190 p. — *Netolitzky F.* Anatomie der Angiospermen-Samen. Berlin, 1926. 364 S. — *Wojciechowska-Makulec B.* Morfologia i anatomia nasion niektorych gatunkow *Aconitum* L. — Monogr. Bot., 1969, vol. 26, p. 137—163.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 2 I 1984.

ДК 581.8 : 582.572.4 Бот. журн., т. 69, № 10

М. Я. Асатрян

АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ТРОПИЧЕСКИХ И СУБТРОПИЧЕСКИХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *AMARYLLIDACEAE*

M. J. ASATRIAN. ANATOMICAL STRUCTURE IN SOME TROPICAL AND SUBTROPICAL REPRESENTATIVES OF THE FAMILY *AMARYLLIDACEAE*

Изучено анатомическое строение цветоноса, черешка и пластинки листа у представителей родов *Clivia*, *Cyrtanthus*, *Eucharis*, *Lycoris* и *Nerine*. Выявленные признаки имеют определенную ценность для систематики. У всех видов листья типичной мезофильной структуры, проводящие пучки в пластинке листа располагаются в один ряд, между ними у одних видов есть полости, у других их нет; клетки эпидермы веретеновидные, сужены к концам или неправильной формы.

Значение исследования морфлогии и анатомии тропических и субтропических растений для целей систематики чрезвычайно велико. Растения умеренного климата, подвергающиеся воздействию более суровых условий существования, преимущественно представлены специализированными формами, значительно ушедшими от исходных групп, поэтому сравнительное изучение тропических и субтропических видов и видов умеренных широт помогает раскрыть пути их эволюции и пролить свет на филогенетические связи между ними. Материалом для подобных исследований являются коллекции оранжерейных растений из тропиков и субтропиков.

Объектом наших исследований были представители сем. *Amaryllidaceae*. Изучено строение цветоноса, черешка и пластинки листа у 9 видов, принадлежащих к 5 родам, обитающим в тропических и субтропических областях Африки, Южной Америки и Азии. Исследованный материал фиксировали в в смеси ФУА (формалин-уксусная кислота—спирт). Были изготовлены постоянные препараты, окрашенные алциановым синим и сафранином, которые фотографировали при помощи микроскопа NU2e. Для изучения поперечных срезов цветоноса и листа готовили временные препараты.

Морфологические особенности строения репродуктивных и вегетативных органов амариллисовых для целей систематики достаточно хорошо изучены, анатомическоэ же строение их до настоящего времени не привлекало особого внимания исследователей. Известно всего несколько работ по анатомии амариллисовых. Следует указать работу A. Arber (1921), которая исследовала несколько видов нарцисса с целью установления происхождения листа однодольных. В работах по амариллисовым с территории СССР (Артюшенко, 1970, 1979) исследовали анатомию цветоноса, стебля, а также листа. Были изучены строение клеток эпидермы, листа, расположение проводящих пучков и наличие полостей между пучками в листовой пластинке. Эти признаки оказались надежными и важными для целей систематики. Анатомическое строение листа также использовали для установления характера ветвления амариллисовых (Артюшенко, Щепак, 1982). Среди амариллисовых встречаются виды, в листьях которых наблюдаются два типа расположения проводящих пучков в листовой пластинке: концентрическое и линейное. Эта особенность послужила основанием для восстановления рода *Argyropsis* (Артюшенко, Дзидзиагури, 1979).

Мы изучали некоторые виды родов *Clivia* Lindl., *Cyrtanthus* Ait., *Eucharis* Planch., *Lycoris* Herb., *Nerine* Herb., для которых характерны черешковые и сидячие листья разной формы (черешки их уплощенные или округлые) и цветоносы.

Ц в е т о н о с. У большинства амариллисовых надземный стебель представлен безлистным цветоносом (очень редко облиственным стеблем). Он полый внутри или выполнен паренхимной тканью. По форме цветонос бывает округлым или сплюснутым. В ряде случаев строение цветоноса используется для разграничения родов сем. *Amaryllidaceae* (Артюшенко, 1970).

Закончившие рост цветоносы были изучены у *Cyrtanthus ochroleucus*, *Eucharis grandiflora* и *Clivia miniata* (рис. 1, *1—3*).

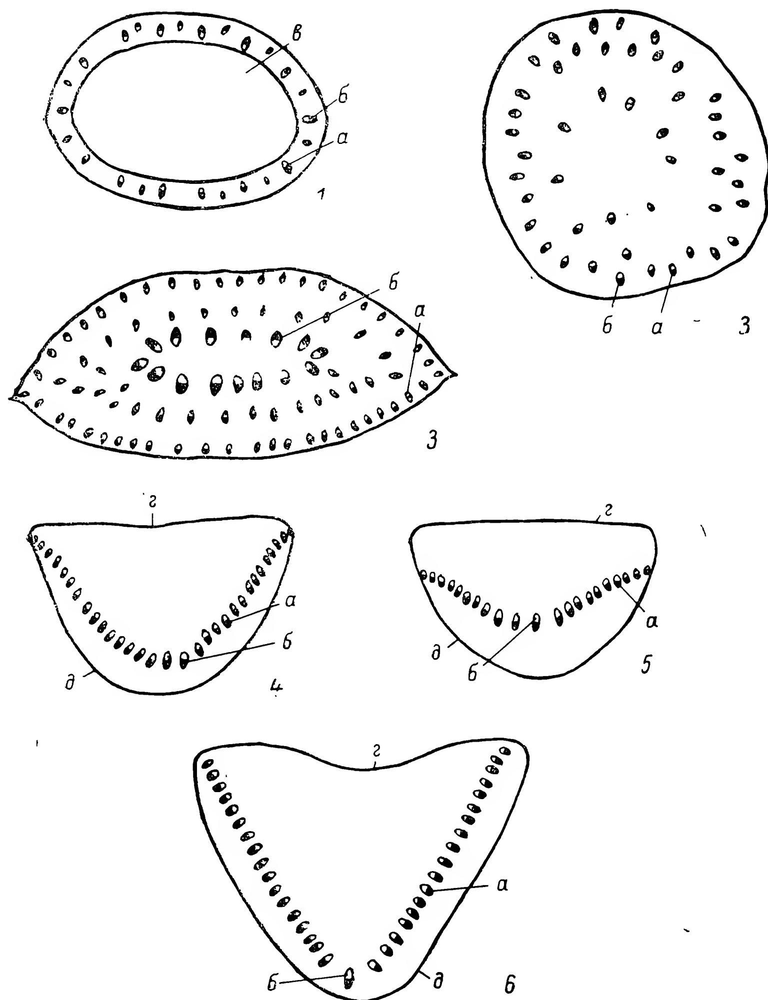


Рис. 1. Поперечные срезы цветоноса (*1—3*) и черешка (*4—6*).

1 — *Cyrtanthus ochroleucus*, *2* — *Eucharis grandiflora*, *3* — *Clivia miniata*, *4* — *Eucharis sanderi*, *5* — *E. subedentata*, *6* — *E. grandiflora*. *а* — флоэма, *б* — ксилема, *в* — полость в цветоносе, *г* — верхняя, *д* — нижняя эпидерма.

У *Cyrtanthus ochroleucus* цветонос округлый, полый. Под эпидермой расположены 2—3 ряда изодиаметрических паренхимных хлорофиллоносных клеток. Глубже, в паренхимной ткани из бесцветных клеток находятся проводящие пучки в двух кругах: более крупные во внутреннем круге, мелкие между ними, ближе к периферии цветоноса. Цветонос развивается довольно быстро, и к концу роста внутри его образуется полость, проходящая от основания до верхушки; полость возникает в результате облитерации паренхимных клеток, которые спрессовываются и выстилают ее.

У *Eucharis grandiflora* цветонос округлый, без полости. Проводящие пучки расположены кольцом в 3 ряда. Центральная часть цветоноса выполнена паренхимной тканью.

У *Clivia miniata* цветонос сплюснутый, обоюдоострый, без полости. Проводящие пучки многочисленные, расположены тремя кругами. Самые крупные образуют внутренний круг, во втором круге — пучки среднего размера и, наконец, в наружном — самые мелкие, многочисленные пучки.

У этого вида среди ассимиляционной ткани бросаются в глаза крупные бесцветные клетки, разбросанные по 2—3, которые в конце роста цветоноса ослизняются.

Ч е р е ш о к. У исследованных нами амариллисовых только у видов рода *Eucharis* листья с длинными черешками, у остальных — сидячие.

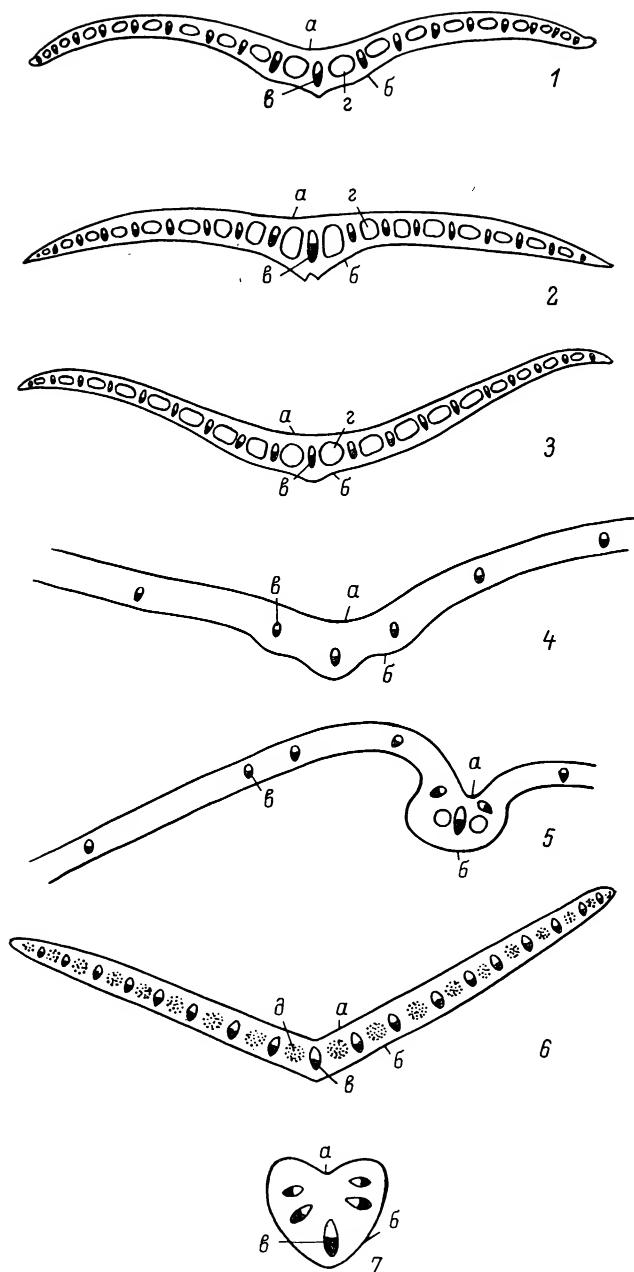


Рис. 2. Расположение проводящих пучков и полостей на поперечном срезе листа.

1 — Cyrtanthus ochroleucus, 2 — Lycoris albiflora, 3 — Nerine sarniensis, 4 — Eucharis subedentata, 5 — E. grandiflora, 6 — Clivia miniata (×10), *7 — Nerine filifolia* (×20). *а* — верхняя, *б* — нижняя эпидерма, *в* — пучки, *г* — полости, *д* — железистые клетки.

Строение черешка было изучено у трех видов рода *Eucharis*: *E. sanderi*, *E. subedentata* и *E. grandiflora* (рис. 1, *4—6*).

У всех исследованных видов черешок полуокруглый с уплощенной верхней и выпуклой нижней поверхностями. Проводящие пучки располагаются в одном ряду, ближе к нижней поверхности, повторяя очертания черешка.

У *E. sanderi* ряд пучков располагается по дуге, концы которой доходят до верхней поверхности. У *E. subedentata* пучки расположены под тупым углом, не достигая верхней поверхности, у *E. grandiflora* — под острым углом, концы их ряда вплотную подходят к верхней поверхности.

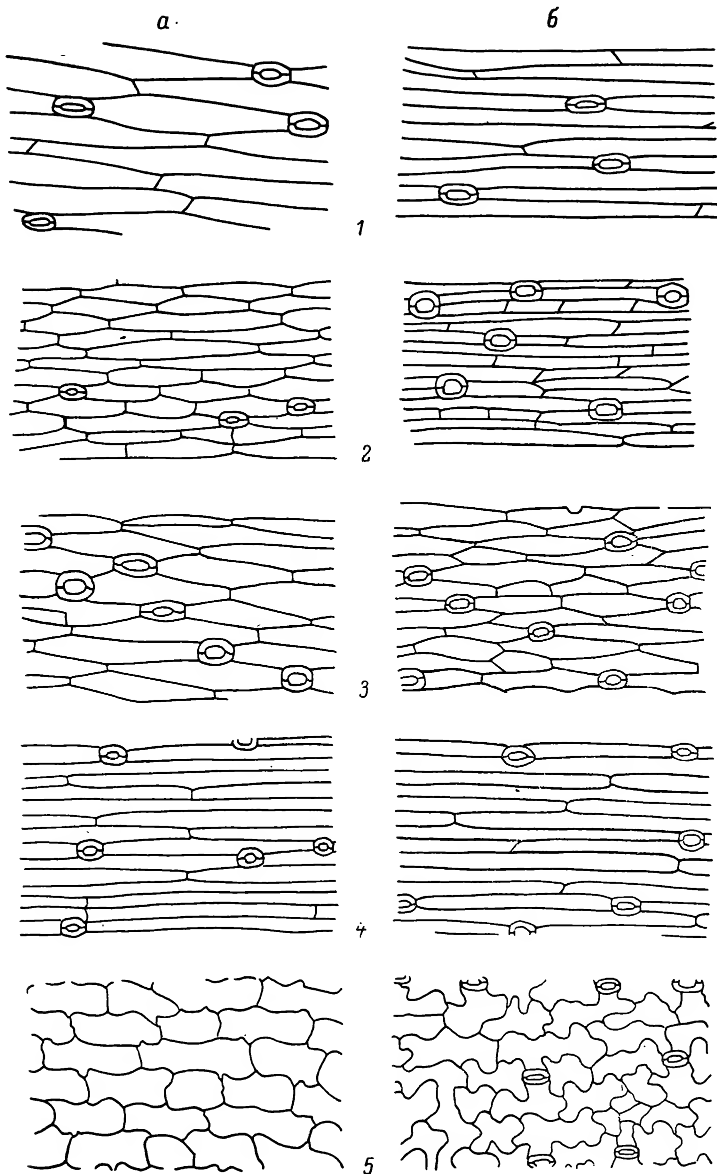


Рис. 4. Верхняя (*а*) и нижняя (*б*) эпидерма листа.

1 — *Cyrtanthus ochroleucus*, *2* — *Lycoris albiflora*, *3* — *Nerine sarniensis*, *4* — *N. filifolia*, *5* — *Eucharis grandiflora* (25×12.5).

У всех трех видов клетки эпидермы очень мелкие, под ними находятся более крупные паренхимные клетки, заполняющие черешок. Механическая ткань в черешках не выражена.

Пластинка листа. Листья у многих амариллисовых имеют типичную мезофильную структуру. У исследованных нами видов листья оказались двух типов: с полостями между проводящими пучками (*Nerine sarniensis*, *Cyrtanthus ochroleucus*, *Lycoris albiflora*) и без полостей (*Eucharis subedentata*, *E. grandiflora*, *Clivia miniata*, *Nerine filifolia*) (рис. 2; рис. 3 — см. вклейку). Проводящие пучки в числе до 20 и более расположены в одном ряду, почти по центру листа, тогда как у *N. filifolia* их всего 5, причем центральный во много раз крупнее боковых. Они примыкают к нижней поверхности полуокруглого листа, располагаясь по дуге.

Только у *N. filifolia* выражена палисадная ткань, которая примыкает к верхней и нижней эпидерме. Под палисадной тканью находятся бесцветные клетки,

которые по мере разрастания пластинки листа увеличиваются в размере, почти не разрушаются и не образуют полостей.

У видов рода *Eucharis* в пластинке листа полостей нет, но разрушаются отдельные крупные бесцветные клетки, особенно у центральной жилки.

У *Clivia miniata* между проводящими пучками хорошо заметны группы бесцветных мелких клеток, вероятно, выделяющих слизистое вещество. Эти клетки сохраняются несколько лет, и лишь при старении листа: группы, расположенные по сторонам центральной жилки облитерируются, в результате чего образуются полости. Остальные группы клеток не разрушаются и полости не образуют.

У остальных исследованных видов полости хорошо выражены между проводящими пучками, которые находятся в середине листа в одном ряду, в числе 17—25, а у представителей рода *Eucharis* их 50 и более. Самый крупный пучок, как правило, приурочен к центральной жилке, остальные располагаются по направлению к краям листа, уменьшаясь в размере. Пучки ориентированы ксилемой к верхней, а флоэмой — к нижней поверхности листа.

Э п и д е р м а л и с т а. Верхняя и нижняя эпидерма у большинства видов представлена довольно мелкими клетками. Крупные, особенно на верхней поверхности листа, широкие, веретеновидные (суженные к концам) клетки свойственны *Cyrtanthus ochroleucus* (рис. 4, *1*). У *Lycoris albiflora* (рис. 4, *2*) клетки короче и мельче на верхней поверхности листа, на нижней — узколинейные. У *Nerine sarniensis* (рис. 4, *3*) более широкие и крупные клетки расположены на верхней поверхности. Самые узкие, удлиненные, суженные к концам клетки свойственны *N. filifolia* (рис. 4, *4*).

У видов рода *Eucharis* (рис. 4, *5*) клетки эпидермы резко отличаются неправильной формой и извилистыми стенками, особенно на нижней поверхности листа.

Устьица у исследованных видов амариллисовых аномоцитные, не имеют побочных клеток. Лист у видов родов *Cyrtanthus*, *Clivia*, *Nerine* и *Lycoris* амфистоматный, устьица встречаются на обеих поверхностях листа. У видов рода *Eucharis* лист гипостоматный, т. е. устьица встречаются только на нижней поверхности.

Наши исследования показали, что признаки, особенно анатомическое строение пластинки листа, имеющие таксономическую ценность для амариллисовых умеренных широт (Артюшенко, 1970), являются столь же важными в этом плане и для тропических и субтропических представителей этого семейства.

Считаю своим приятным долгом поблагодарить З. Т. Артюшенко и Э. Ц. Габриэлян, а также Г. С. Ландсберга за помощь в работе и методические указания при изготовлении и фотографировании препаратов.

ЛИТЕРАТУРА

Артюшенко З. Т. Амариллисовые (*Amaryllidaceae* Jaume St.-Hilaire) СССР. Л.: Наука, 1970. 180 с. — *Артюшенко З. Т.*, *Дзидзиагури Л. К.* Значение анатомического строения вегетативных органов рода *Zephyranthes* Herb. (*Amaryllidaceae* Jaume) для систематики. — Бот. журн., 1979, т. 64, № 3, с. 405—413. — *Артюшенко З. Т.*, *Щепак А. В.* Ветвление побега у представителей семейства *Amaryllidaceae*. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 8, с. 1074—1082. — *Arber A*. Leaves of certain Amaryllids. — Bot. Gas., 1921, vol. 72, N 2, p. 102—105. — *Artjushenko Z. T.* Some studies on the vegetative anatomy of *Galanthus* and *Zephyranthes* (*Amaryllidaceae*) and their taxonomic significance. — In: Petaloid Monocotyledons. London: Lin. Soc. Simp., Ser. 8, 1979, p. 83—88.

Институт ботаники АН АрмССР,
Ереван.

Получено 30 VIII 1983.

УДК 582.29 : 541.452 : 631.4 Бот. журн., т. 69, № 10

Е. А. Вайнштейн, А. П. Равинская

БИОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗРУШЕНИЕ ЛИШАЙНИКОВЫХ КИСЛОТ В ПОЧВЕ

E. A. VAINSTEIN, A. P. RAVINSKAYA. BIOLOGICAL DEGRADATION OF LICHEN ACIDS IN THE SOIL

В почвах под лишайниками хроматографически не удалось обнаружить лишайниковых кислот, характерных для этих растений. В модельных опытах изучена способность почв поглощать и удерживать усниновую кислоту из водной лишайниковой вытяжки, а также исследована динамика этого соединения в почве. Показано, что около 80% поглощенной усниновой кислоты разлагается почвенной микрофлорой.

Лишайники обычно считаются слабоконкурентными растениями, занимающими самые неблагоприятные для других растений местообитания. Однако конкурентная способность некоторых видов лишайников довольно велика и ее легко наблюдать в природных условиях. Так, в лесах из *Pinus sylvestris* рост соснового подроста тормозится покровом лишайника *Cladina stellaris* (Brown, Mikola, 1974). Рост кустарничков из сем. *Ericaceae* подавлен на тех кочках торфяников, на которых отмечается массовое разрастание лишайников, и обилен на кочках (в стадии зарастания торфяных болот), где лишайники отсутствуют (Fabiszewski, 1975). В ряде случаев наблюдаются так называемые зоны ингибирования — лишенные растительности участки между подушками лишайников и ближайшими к ним сосудистыми растениями (Pyatt, 1967; Fabiszewski, 1975).

Тормозящее действие лишайников и их экстрактов на рост и развитие высших растений, грибов и микроорганизмов было показано экспериментально (Gagnon, 1966; Follmann, Peters, 1966; Henningsson, Lundström, 1970; Вайнштейн, Толпышева, 1975; Паринкина, Пийн, 1982).

Действие лишайников на растения может быть не только прямым, но и косвенным, через почву. По наблюдениям Т. Ю. Толпышевой (1979а, б; 1980), в почвах под лишайниками изменяется численность отдельных видов микромицетов и происходит смена доминантных видов. Лишайники могут подавлять или, напротив, стимулировать развитие микробоценоза в участках почвы, расположенной под ними (Евдокимова, 1962; Malicki, 1967, 1970; Паринкина, Пийн, 1978, 1982) и тем самым влиять на рост высших растений, например снижая количество доступного азота за счет подавления азотфиксирующих и нитрифицирующих бактерий.

Большинство авторов связывают ингибирующее действие лишайников с так называемыми лишайниковыми кислотами — специфическими веществами, многие из которых относятся к фенолкарбоновым кислотам. Типичные лишайниковые кислоты, как правило, чрезвычайно слабо растворимы в воде, тем не менее J. Malicki (1965) обнаружил, что усниновая кислота может вымываться из лишайникового таллома водой, в том числе и атмосферными осадками. Наши анализы (Вайнштейн, Толпышева, 1975) подтвердили, что, действительно, из лишайников водой могут извлекаться все имеющиеся в них лишайниковые кислоты, растворимость которых в такой водной вытяжке в 3—4 раза выше, чем в воде.

После увлажнения сухих лишайников водой в течение короткого времени, до того как восстановится полупроницаемость мембран, происходит значительное вымывание минеральных солей и органических метаболитов из таллома (Smith, Molesworth, 1973; Smith, 1975; Millbank, 1982). В природе вследствие гидролабильности и неспособности активно регулировать водообмен лишайники часто испытывают резкие колебания влажности, благодаря чему создается кумулятивный эффект вымывания. При этом наряду с обычными метаболитами, такими, как белки и углеводы, несомненно вымываются и лишайниковые кислоты, кристаллизующиеся на наружной поверхности гиф микобионтов и легко доступные действию осадков.

Тот факт, что «ингибиторы» могут извлекаться из лишайников водой, свидетельствует о возможности выделения их из талломов в почвенный раствор и накопления в нем. Отсутствие покровных тканей и легкость насыщения талломов лишайников водой облегчают химический контакт их с субстратом. Таким образом, не обладая корневой системой, на долю которой у сосудистых растений приходится основное аллелопатическое воздействие, лишайники способны оказывать существенное химическое влияние на окружающую растительность и тем самым регулировать конкурентные взаимоотношения между лишайниками и другими растениями, особенно в тех сообществах, где лишайники доминируют.

Очевидно, накопление токсических лишайниковых веществ в почвенном субстрате связано как с вымыванием их из интактных лишайников, так и с разложением лишайниковых остатков в локальных зонах, где факторы внешней среды такие как концентрация остатков, влажность, pH и некоторые другие условия, благоприятны для этого процесса. Степень токсичности этих соединений может уменьшаться, а порой и исчезать, так как они метаболизируются или окисляются при взаимодействии с почвой, за счет микробиологической активности, адсорбции и т. д., поэтому при исследовании роли лишайниковых веществ как аллелопатического фактора на основе взаимодействия растение—почва необходимо прежде всего установить стабильность этих веществ в почве. Среди типичных лишайниковых кислот многие обладают выраженным антибиотическим действием, и вопрос о степени их биологического разрушения в почве представляет особый интерес.

Материалы и методы

Объектом исследования служили 5 видов напочвенных лишайников *Cladina stellaris* (Opiz) Brodo, *C. arbuscula* (Wallr.) Hale et W. Culb., *C. rangiferina* (L.) Nyl., *C. mitis* (Sandst.) Hale et W. Culb., *Cetraria cucullata* (Bellardi) Ach. и пробы почв под ними.

Пробы почв для анализа отбирали в почвенном разрезе после удаления подстилки с глубины 0—30 и 30—110 см. Воздушно-сухую почву растирали в ступке, просеивали через почвенное сито № 0.5, затем экстрагировали хлороформом (соотношение 1 : 10) в аппарате Сокслета в течение 2 ч.

Для постановки модельных опытов использовали почву, собранную в сосновом бору Ленинградской обл. под лишайником *Cladina mitis* и с участков без лишайников. Почва — поверхностно-подзолистая на озерно-ледниковом песке, верхний горизонт 0—30 см. Высушенную и просеянную почву помещали в стеклянные колонки высотой 15 и диаметром 3 см, затянутые снизу нейлоновой сеткой. Часть колонок с почвой перед опытом стерилизовали в автоклаве при 1 атм в течение 1 ч.

Водную вытяжку из лишайника *C. mitis* получали путем настаивания измельченного лишайника в дистиллированной воде (соотношение 1 : 4) в течение 3—4 сут при 0—4 °С, затем отфильтровывали. Полученную вытяжку медленно, по каплям пропускали через колонки с почвой, после чего колонки промывали стерильной дистиллированной водой. В ходе опыта почву в колонках периодически увлажняли, чтобы сохранить ее в состоянии, близком к естественному.

Качественный и количественный анализы лишайниковых кислот в хлороформных экстрактах почв и лишайников проводили разработанным нами методом с применением тонкослойной хроматографии и спектрофотометрии (Равинская, Вайнштейн, 1975).

Результаты и обсуждение

Способность лесных почв поглощать и удерживать лишайниковые кислоты исследовали в модельных опытах с усниновой кислотой. Это одна из наиболее широко распространенных и хорошо изученных лишайниковых кислот. Почвенные пробы насыщали усниновой кислотой из водной вытяжки лишайника *C. mitis*, затем их отмывали от следов вытяжки и анализировали. Использование водной вытяжки обусловлено, во-первых, тем, что растворимость усниновой кислоты в ней намного выше, чем в воде (в воде растворимость не превышает 1 мг%, в водной вытяжке из лишайника *C. mitis* — 3.4 мг%), во-вторых, тем, что

контакт почвы с такой многокомпонентной системой, как водная лишайниковая вытяжка, по-видимому, более соответствует естественным условиям. Оказалось, что почва активно поглощает усниновую кислоту из вытяжки и удерживает ее довольно прочно, так как водой она не вымывается. Поглощающая способность почвы высока и колеблется от 0.001 до 0.01 мг усниновой кислоты на 1 г почвы. Хлороформом удается извлечь усниновую кислоту из почвы с достаточной полнотой.

Таким образом, предварительные исследования показали, что имеющимися методами можно обнаружить и количественно извлечь из почвы лишайниковые кислоты.

Следующий этап исследований состоял в изучении накопления лишайниковых кислот в почвах. В табл. 1 представлены данные анализа содержания лишайниковых кислот (усниновой кислоты и атранорина) у 5 видов напочвенных лишайников и в почвах под ними.

ТАБЛИЦА 1

Содержание лишайниковых кислот в лишайниках и почвах

Вид лишайника	Место сбора	Количество лишайниковых кислот, % на сух. в.	
		в лишайниках	в почвах под лишайниками
		Усниновая кислота	
Cladina arbuscula	Ленинградская обл.*	0.99	Не обнаружено
C. mitis	То же	0.97	То же
C. stellaris	» »	1.02	» »
C. arbuscula	О. Вормси ЭССР **	1.60	» »
C. mitis	То же	1.72	» »
Cetraria cucullata	» »	0.70	» »
		Атранорин	
Cladina rangiferina	» »	1.06	Не обнаружено

* Пробы почвы брали на глубине 0—30 и 30—110 см.
** Пробы почвы брали на глубине 0—20 см.

Ни в одной почвенной пробе под 5 исследованными видами лишайников не было обнаружено свойственных этим видам лишайниковых кислот, хотя содержание в них и атранорина, и усниновой кислоты было достаточно высоким. На хроматограммах почв под лишайниками найдено только несколько неидентифицированных пятен.

Подобное явление отмечали и другие авторы, исследовавшие взаимодействие растений с почвой. Так, анализируя образцы почв под *Helianthus annuus*, R. Wilson и E. Rice (1968) не обнаружили в них фитотоксинов, соответствующих растительным экстрактам, хотя элюаты из почвенных хроматограмм были очень токсичны. Этот факт свидетельствует о том, что нельзя основываться только на изучении растительных экстрактов, так как возможно, что фитотоксины в почве изменяются. По мнению R. Del Moral и C. Muller (1970), растительные токсины в почве связываются, вероятно, гумусовыми кислотами. Г. В. Ткаченко и С. Г. Коваленко (1975) обнаружили, что после взаимодействия с почвой в вытяжках из листового опада исчезают некоторые соединения и появляются новые, очевидно, вследствие обменной адсорбции почвой.

С другой стороны, большинство органических соединений в почве разлагается за счет микробиологической деятельности. Хорошо известна способность некоторых микроорганизмов расщеплять бензольные соединения, а многие лишайниковые вещества относятся к ароматическому ряду и имеют бензольные кольца. Согласно данным Толпышевой (1980), некоторые виды почвенных микромицетов очень устойчивы к воздействию лишайников и даже специфичны для почв под ними. Так, например, *Penicillium lanosum* предпочитает почвы под содержащим усниновую кислоту лишайником *Cladina stellaris* и отсутствует на соседних участках. R. Bandoni и G. Towers (1967) выделили из почвы 18 изоля-

тов грибов и 7 изолятов бактерий и испытали их по отношению к усниновой кислоте. Хотя большинство грибных и бактериальных изолятов подавлялось усниновой кислотой, некоторые обладали способностью изменять или разлагать усниновую кислоту в среде (Kutney e. a., 1977a, b).

В общем причиной обнаруженного нами отсутствия усниновой кислоты в почвах под лишайниками могло быть либо физико-химическое ее связывание органическими компонентами почвы, либо разложение почвенной микрофлорой, и, возможно, уже в подстилке.

Для проверки возможности биологического разложения усниновой кислоты в почве мы поставили опыты по следующей схеме. Колонки с почвой насыщали усниновой кислотой из водной вытяжки лишайника *Cladina mitis*. Часть колонок с почвой перед опытом была простерилизована для уничтожения почвенной микрофлоры. Для проверки специфичности микрофлоры по отношению к усниновой кислоте ставили параллельные опыты с образцами почв из-под лишайника *C. mitis* и с образцами почв, собранными с участков без лишайников.

Пробы анализировали через 1, 7, 30 дней от начала опыта. Через 1 день во всех вариантах опыта хроматографически обнаруживали усниновую кислоту. Такую же картину наблюдали и через 7 дней, хотя в нестерильной почве пятно усниновой кислоты было несколько бледнее, но после длительной экспозиции (30 дней) усниновую кислоту обнаруживали только в стерильных пробах; она полностью исчезала как в почве под лишайником, так и в почве с участков без лишайников. Следует отметить, что в последних двух вариантах на почвенных хроматограммах появлялось неидентифицированное ярко-желтое пятно.

На основании проведенных опытов мы пришли к заключению, что исчезновение усниновой кислоты из почвы в данных опытах объясняется деятельностью почвенных микроорганизмов, что не исключает, конечно, и других путей ее связывания или распада.

Для оценки эффективности биологического разложения усниновой кислоты в почве была поставлена следующая серия опытов в основном по той же принципиальной схеме. В этих опытах в почвенных пробах наряду с качественным проводили также количественное определение усниновой кислоты. Пробы брали на 2-й, 6-й и 16-й день от начала опыта. Результаты анализов представлены в табл. 2.

ТАБЛИЦА 2

Динамика усниновой кислоты в почве

Вариант опыта	Экспозиция, дни	Содержание усниновой кислоты		
		исходное, мг/г почвы	в конце опыта	
			мг/г почвы	% к исходному
Почва под лишайником *Cladina mitis*	2	15.46	12.62	81.6
	6	12.30	9.55	77.6
	16	12.55	0	0
Почва с участков без лишайников	6	13.39	10.47	78.2
	16	12.04	0	0
Стерильная почва под лишайником *C. mitis*	16	12.30	9.63	78.3

Как видно из приведенных данных, на 6-й день в почве удерживается примерно 20% внесенной усниновой кислоты, причем одинаково эффективно как в почве под лишайниками, так и в почве с участков без лишайников. За следующие 10 дней в нестерильных почвах происходит полный распад усниновой кислоты. В стерильной почве сохраняется до 80% исходного количества, а примерно 20% необратимо связывается почвой, свидетельствуя, что это, вероятнее всего, физико-химический процесс, не включающий биологического разрушения.

Разложение лишайниковых веществ микроорганизмами — важный биохимический этап в жизни почвы, имеющий большое химическое и экологическое значение, — изучено очень слабо. В нашей работе мы не исследовали, какие именно микроорганизмы почвы участвуют в биодеградации усниновой кислоты, но полу-

ченные данные позволяют предположить участие наряду со специфическими видами и обычной для лесных подзолистых почв микрофлоры. Подтверждением этого служит тот факт, что в почвенных пробах биоразложение усниновой кислоты происходило одинаково успешно в почвах под лишайниками и в почвах с участков без лишайников.

Вопрос о том, в какие соединения превращаются усниновая кислота и другие лишайниковые кислоты при взаимодействии с почвой и почвенной микрофлорой и сохраняют ли эти соединения фитотоксичность, послужит предметом дальнейших исследований.

ЛИТЕРАТУРА

Вайнштейн Е. А., Толпышева Т. Ю. О влиянии экстрактов из лишайников на высшие растения. — Бот. журн., 1975, т. 60, № 7, с. 1004—1011. — *Евдокимова Т. И.* О токсичности некоторых мхов и лишайников в отношении азотобактера в почвах Карелии. — Почвоведение, 1962, № 8, с. 88—91. — *Паринкина О. М., Пийн Т. Х.* Почвенный микробоценоз как индикатор среды под покровом напочвенных лишайников. — Мат. Всес. конф. «Лихеноиндикация состояния окружающей среды». Таллин, 1978, с. 107—114. — *Паринкина О. М., Пийн Т. Х.* Влияние напочвенных лишайников на свойства почвы и ее микрофлору. — Тез. симп. по биоиндикации Всес. конф. «Биогеохимический круговорот веществ», Пущино, 1982, с. 47—49. — *Равинская А. П., Вайнштейн Е. А.* Хемотаксономическое значение изменений содержания лишайниковых кислот. — Нов. сист. низш. раст., 1975, т. 12, с. 266—273. — *Ткаченко Г. В., Коваленко С. Г.* О действии водорастворимых выделений опада древесных растений на прорастание семян. — Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 1975, № 97, с. 24—28. — *Толпышева Т. Ю.* Влияние лишайников на видовой состав почвенных микроскопических грибов лишайниковых сосняков. — Бот. журн., 1979а, т. 64, № 5, с. 705—710. — *Толпышева Т. Ю.* Влияние лишайников на численность почвенных микроскопических грибов лишайниковых сосняков. — Бот. журн., 1979б, т. 64, № 9, с. 1341—1344. — *Толпышева Т. Ю.* Влияние лишайников на микофлору почв боров беломошников (на примере Кандалакшского заповедника): Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. М., 1980. 24 с. — *Bandoni R. J., Towers G. H. N.* Degradation of usnic acid by microorganisms. — Canad. J. Biochem., 1967, vol. 45, N 7, p. 1197—1201. — *Brown R. T., Mikola P.* The influence of fruticose soil lichens upon the mycorrhizae and seedling growth of forest trees. — Acta Forest. Fennica, 1974, vol. 141, p. 5—23. — *Del Moral R., Muller C. H.* The allelopathic effects of *Eucalyptus camaldulensis*. — Amer. Midl. Nat., 1970, vol. 83, N 1, p. 254—282. — *Fabiszewski J.* East Canadian peat bog ecosystems and the biological role of their lichens. — Phytocoenosis, 1975, vol. 4, N 1, p. 3—92. — *Follmann G., Peters R.* Flechtenstoffe und Bodenbildung. — Z. Naturforsch., 1966, Bd 21, N 4, S. 386—387. — *Gagnon J.* Le lichen *Lecidea granulosa* constitute un milieu favorable á la germination de l'épinette noire. — Le Naturaliste Canadien, 1966, vol. 93, N 2, p. 89—98. — *Henningsson B., Lundström H.* The influence of lichens, lichen extracts, and usnic acid on wood destroying fungi. — Mater. Organismen, 1970, N 5, p. 19—31. — *Kutney J. P. Boarschers N., Chin O.* e. a. Studies in the usnic acid series. VIII. The biodegradation of (+) usnic acid by *Mortierella isabellina*. — Canad. J. Chem., 1977a, vol. 55, N 16, p. 2930—2940. — *Kutney J. P., Leman J. D., Salisbury P. J.* e. a. Studies in the usnic acid series. VII. The biodegradation of (+) usnic acid by a *Pseudomonas* species. Isolation, structure, determination and synthesis of (+) 6-desacetylusnic acid. — Canad. J. Chem., 1977b, vol. 55, N 12, p. 2336—2352. — *Malicki J.* Wpływ kwasów porostowych na mikroorganizmy glebowe. Część I. Wypłukiwanie kwasów do gleby. — An. Univ. Mariae Curie-Skłodowska, Sec. C, 1965, vol. 20, p. 239—248. — *Malicki J.* Wpływ kwasów porostowych na mikroorganizmy glebowe. Część II. Wpływ wyciągów wodnych z gatunków *Cladonia* na bakterie glebowe. — An. Univ. Mariae Curie-Skłodowska, Sec. C, 1967, vol. 22, p. 159—163. — *Malicki J.* Wpływ kwasów porostowych na mikroorganizmy glebowe. Część III. Wpływ gatunków z rodzaju *Cladonia* na stosunki bakteryjne w glebie zespołu Peucedano-Pinetum cladonietosum. — An. Univ. Mariae Curie-Skłodowska, Sec. C, 1970, vol. 25, p. 75—80. — *Millbank J.* The assessment of nitrogen fixation and throughput by lichens. III. Losses of nitrogenous compounds by *Peltigera membranacea*, *P. polydactyla* and *Lobaria pulmonaria* in simulated rainfall episodes. — New Phytol., 1982, vol. 97, N 2, p. 229—234. — *Pyatt F.* The inhibitory influence of *Peltigera canina* on the germination of graminaceous seed and subsequent growth of the seedlings. — Bryologist, 1967, vol. 70, N 3, p. 326—329. — *Smith D. C.* Symbiosis and the biology of lichenised fungi. — Symposia of the Society for Experim. Biology, 1975, vol. 29, p. 373—405. — *Smith D. C., Molesworth S.* Lichen physiology. XIII. Effects of rewetting dry lichens. — New Phytol., 1973, vol. 72, N 3, p. 525—533. — *Wilson R., Rice E.* Allelopathy as expressed by *Helianthus annuus* and its role in old field succession. — Bul. Torrey Bot. Club, 1968, vol. 95, p. 432—448.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 16 V 1983.

УДК 58.12 (479) Бот. журн., т. 69, № 10

Н. И. Чантладзе

ДЫХАТЕЛЬНАЯ СПОСОБНОСТЬ НЕКОТОРЫХ РАСТЕНИЙ ЦЕНТРАЛЬНОГО КАВКАЗА

N. I. TSCHANTLADZE. RESPIRATORY CAPACITY IN SOME PLANTS FROM THE CENTRAL CAUCASUS

Установлено, что интенсивность дыхания при 20 °С растений субальпийского пояса Центрального Кавказа варьирует в пределах 140—420 мкл O_2/г сыр. массы·ч.

Для субальпийского пояса Центрального Кавказа, как и для других ботанико-географических зон, характерно наличие слабо и энергично дышащих растений.

Сравнение диапазона дыхательной способности растений субальпийского пояса Казбегского р-на и равнинных растений зоны умеренного климата (Ленинградская обл.) показало, что при одинаковой температуре у высокогорных растений дыхание более интенсивное.

Исследования экологии высокогорных растений Центрального Кавказа ведутся с 1961 г. За это время были изучены ритм развития растений и растительных сообществ, динамика фитомассы, водный режим и фотосинтез растений субальпийского, альпийского и субнивального поясов (Нахуцришвили, 1971, 1974; Нахуцришвили и др., 1980). Дыхание этих растений не определялось. О дыхании высокогорных растений Кавказа есть пока только одна работа, проведенная в Теберде (Семихатова, Горбачева, 1962). Вместе с тем исследование дыхания, особенности которого отражают степень адаптации растений к среде обитания, представляет большой интерес в условиях высокогорья.

Целью нашей работы было определение дыхательной способности листьев растений субальпийского пояса Центрального Кавказа.

Природные условия, объекты и методика исследования

Исследования проводили на Казбегском высокогорном стационаре Института ботаники АН Грузинской ССР в 1980—1981 гг. на высоте 1850—1900 м над ур. м. Казбегский р-н расположен на северном макросклоне Большого Кавказа, в бассейне р. Терек. Климат субальпийского пояса окрестностей Казбеги влажный, с относительно холодной зимой и прохладным летом. Средние температуры самых холодных месяцев (декабрь, январь) близки к —5°, абсолютный минимум — минус 34 °С. Наиболее высокие температуры наблюдаются в июле и августе, средняя температура этих месяцев колеблется в пределах 14—18, абсолютный максимум — 31°; среднегодовая температура 4.9°. Для растительности субальпийских лугов Казбегского р-на характерны полидоминантные, в основном разнотравно-бобово-злаковые ассоциации (Нахуцришвили, 1971). Мы изучили дыхание у 9 видов растений: *Festuca woronowii*, *Hordeum violaceum*, *Trifolium ambiguum*, *Vicia alpestris*, *Ranunculus caucasicus*, *Polygonum carneum*, *Betonica grandiflora*, *Veronica gentianoides*, *Saxifraga juniperifolia* (названия растений приводятся по: Сахокия, Хуцишвили, 1975). Почти все исследуемые виды (за исключением камнеломки можжевельниколистной) — многолетние травянистые растения, большинство из них — доминанты и субдоминанты фитоценозов субальпийского пояса.

Дыхание определяли манометрическим методом. С нескольких растений одного вида брали закончившие рост листья приблизительно одного и того же яруса. С момента отбора проб до начала регистрации дыхания в приборе Варбурга проходило не более 1 ч. Принимались меры, чтобы за это время листья не теряли влагу. Измерение вели в течение 3—3.5 ч. Показания манометров отмечали каждый 30 мин. Средние величины дыхательной способности вычисляли из данных 8—15 отдельных опытов. В каждом опыте имелось 3—4 параллельные пробы. Определения проводили в разное время суток.

Полученные величины дыхательной способности выражались в микролитрах O_2, поглощенного за 1 ч 1 г сырой массы растительного материала. Одновременно определяли соотношение сырой и сухой массы и массу единицы листовой площади.

Результаты исследования

Измеряли интенсивность дыхания листьев растений, находящихся в фазе цветения. В субальпийском поясе массовое цветение большинства видов наблюдается в конце июня—июле, когда средняя температура равна 14—18°. Температура воздуха в приземном слое на высоте 10 см выше на 2—5° (Нахуцришвили, 1971), поэтому можно считать, что температура, при которой происходит цветение растений субальпийского пояса, составляет примерно 20°. Исходя из этого, дыхательную способность исследуемых объектов определяли при температуре 20°.

ТАБЛИЦА 1

Дыхательная способность листьев растений Центрального Кавказа (температура измерения 20 °С)

Вид	мкл O_2/г сыр. массы·ч	мг CO_2/г сыр. массы·ч	мг CO_2/г сух. массы·ч	мг CO_2/дм²·ч
Hordeum violaceum	390	0.77	2.78	1.0
Festuca woronowii	260	0.51	1.44	1.4
Trifolium ambiguum	420	0.82	2.84	1.2
Vicia alpestris	340	0.66	4.28	1.1
Ranunculus caucasicus	280	0.55	1.75	0.8
Veronica gentianoides	220	0.43	2.44	1.3
Polygonum carneum	410	0.80	3.17	1.2
Betonica grandiflora	270	0.53	2.33	1.0
Saxifraga juniperifolia	140	0.27	0.88	0.7

В табл. 1 представлены средние величины дыхательной способности исследуемых растений. Измерения дыхания листьев *Veronica gentianoides*, *Vicia alpestris* и *Hordeum violaceum* проводили с 20 до 26 VI; *Festuca woronowii*, *Polygonum carneum* и *Betonica grandiflora* — в начале (5—14 VII) и в конце (26—29 VII) цветения. Разница в дыхательной способности в эти сроки не обнаружена, и поэтому в таблице приведена одна цифра, соответствующая средней величине из всех определений.

Несмотря на то что исследованные виды обитают в сходных экологических условиях, по интенсивности дыхания они различаются более чем в 2 раза. Средние величины дыхательной способности различных объектов варьируют от 140 до 420 мкл O_2/г сыр. массы·ч.

При расчете в мг CO_2/г сыр. массы·ч мы исходили из того, что дыхательный коэффициент у листьев растений равен единице (Pringsheim, 1935; Семихатова и др., 1963).

ТАБЛИЦА 2

Дыхательная способность некоторых растений, произрастающих в Казбеги и Теберде на высоте 1900 м над ур. м. (температура измерения 20 °С)

Вид	Казбеги	Теберда *
	мкл O_2/г сыр. массы·ч	
Trifolium ambiguum	420	400
Betonica grandiflora	270	240
Polygonum carneum	410	300

* Данные О. А. Семихатовой и Г. И. Горбачевой (1962).

Как видно из табл. 1, высокую дыхательную способность (при расчете на сырую массу) имеют *Trifolium ambiguum* и *Vicia alpestris*. Известно, что представители семейства бобовых отличаются высокой интенсивностью дыхания и в других климатических зонах (Семихатова, 1961; Алексеева, 1968; Захарьянц и др., 1971; Иванова, Васьковский, 1976). Среди злаков *Hordeum violaceum* характеризуется высокой дыхательной способностью, а *Festuca woronowii* — сравнительно низкой. Нужно отметить, что при расчете на единицу листовой площади эти виды меняются местами.

Последовательность расположения видов по величине дыхательной способности несколько изменяется при расчете на сухой вес, но группа видов с интенсивным дыханием (*Trifolium ambiguum*, *Polygonum carneum*, *Hordeum violaceum*)

сохраняется. При пересчете на листовую поверхность межвидовая разница в дыхательной способности уменьшается (0.7—1.4 мг CO_2 /$дм^2$·ч). Минимальная дыхательная способность при всех способах вычисления обнаружена у полукустарничка петрофита *Saxifraga juniperifolia*.

В Тебердинском заповеднике на высоте 1900 м над ур. м. было изучено дыхание 11 травянистых растений (Семихатова, Горбачева, 1962). Определения проводили также в фазу цветения методом Варбурга. Диапазоны дыхательной способности исследованных видов в Теберде и Казбеги при температуре 20° почти одинаковы; интенсивность дыхания растений Тебердинского заповедника варьирует от 200 до 470 мкл O_2/г сыр. массы·ч, т. е. почти в тех же пределах, что и у растений Казбегского субальпийского пояса. Сравнение дыхания одних и тех же видов показало (табл. 2), что дыхательная способность у *Trifolium ambiguum* и *Betonica grandiflora* одинакова в обоих местообитаниях, а у *Polygonum carneum* — несколько выше в Казбеги, чем в Тебердинском заповеднике.

Сравнение величин дыхательной способности высокогорных растений Центрального Кавказа и равнинных растений показывает, что у исследованных растений, распространенных в Ленинградской обл., дыхательная способность при температуре 20° составляет 120—250 мкл O_2/г сыр. массы·ч (Семихатова, 1962), что ниже, чем у изученных нами видов. Это вполне согласуется с наблюдениями многих исследователей: с высотой местообитания увеличивается интенсивность дыхания растений (Henrici, 1919; Гребинский, 1944; Рубин и др., 1945; Pisek, Winkler, 1958; Семихатова, 1959).

ЛИТЕРАТУРА

Алексеева Л. Н. Дыхание растений Юго-Западного Кызылкума: Автореф. дис. .. канд. биол. наук. Ташкент, 1968. 34 с. — *Гребинский С. О.* Физиолого-биохимические особенности горных растений. — Успехи соврем. биологии, 1944, т. 18, вып. 2, с. 165—193. — *Захарьянц И. Л.*, *Наабер Л. Х.*, *Фазылова С.* и др. Газообмен и обмен веществ пустынных растений Кызылкума. Ташкент: Фан, 1971, 262 с. — *Иванова Т. И.*, *Васьковский М. Д.* Дыхание растений острова Врангеля. — Бот. журн., 1976, т. 61, № 3, с. 324—331. — *Нахуцришвили Г. Ш.* Экология высокогорных травянистых растений и фитоценозов Центрального Кавказа. — Водный режим. Тбилиси: Изд-во АН ГССР, 1971. 200 с. — *Нахуцришвили Г. Ш.* Экология высокогорных растений и фитоценозов Центрального Кавказа. Тбилиси: Изд-во АН ГССР, 1974. 193 с. — *Нахуцришвили Г. Ш.*, *Чхиквадзе А. К.*, *Хецуриани Л. Д.* Продуктивность высокогорных травяных сообществ Центрального Кавказа. Тбилиси: Изд-во АН ГССР, 1980. 159 с. — *Рубин Б. А.*, *Пушкинская О. И.*, *Соколова В. Е.* Влияние высотного фактора на энзиматическую активность растений. — Биохимия, 1945, т. 10, вып. 5—6, с. 365—372. — *Сахокия М. Ф.*, *Хуцишвили Е. И.* Конспект флоры высших растений Хеви (Казбегского р. Грузинской ССР). Тбилиси: Изд-во АН ГССР, 1975. 205 с. — *Семихатова О. А.* О некоторых особенностях кислородного дыхания у растений высокогорий Памира. — В кн.: Экспер. бот., вып. 9: Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 4. Л.: Изд-во АН СССР, 1959, с. 132—154. — *Семихатова О. А.* Изучение дыхания эфемеров и эфемероидов Южных Кызылкумов. — В кн.: Пастбища Узбекистана. Ташкент: Изд-во АН УзбССР, 1961, с. 150—159. — *Семихатова О. А.*, *Горбачева Г. И.* О дыхании высокогорных растений Западного Кавказа. — В кн.: Экология и физиология растений: Тр. Теберд. гос. заповед., вып. 3. Ставрополь: Ставроп. кн. изд-во, 1962, с. 155—171. — *Семихатова О. А.*, *Денько Е. И.*, *Леина Г. Д.* Дыхательный коэффициент и превращения дыхательного материала в условиях различной температуры. — В кн.: Экспер. бот., вып. 16: Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 4. Л.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 178—193. — *Henrici M.* Chlorophyllgehalt und Kohlensäure-Assimilation bei Alpen und Ebenen Pflanzen. — Verh. Naturf. Ges. Basel, 1919, Bd 30, S. 43—136. — *Pisek A.*, *Winkler E.* Assimilationsvermögen und Respiration der Fichte (*Picea excelsa* Link) in verschiedener Hohenlage und der Zirbe (*Pinus cembra* L.) an der Alpinen Waldgranze. — Planta, 1958, Bd 51, Hf 4, S. 518—543. — *Pringsheim E. G.* Untersuchungen über den Respirations Quotienten verschiedener Pflanzenteile. — Jahrb. Wiss. Bot., 1935, Bd 81, S. 579—608.

Институт ботаники АН ГССР,
Тбилиси.

Получено 7 XII 1982.

УДК 581. 9(571.651) Бот. журн., т. 69, № 10

В. В. Петровский, Т. В. Плиева

ФЛОРА ОКРЕСТНОСТЕЙ ГОРЫ ВУЛКАННОЙ (АНЮЙСКОЕ НАГОРЬЕ)

V. V. PETROVSKY, T. V. PLIEVA. THE FLORA OF THE VICINITY OF THE VOLCANNAYA MOUNTAIN (ANYUY PLATEAU)

Приведен список и даны краткие экологические характеристики 218 видов сосудистых растений, отмеченных в окрестностях вулкана, последнее извержение которого произошло около 500 лет назад. Особо обсуждаются виды, селящиеся на лавовых потоках и склонах конуса вулкана.

В августе 1983 г. авторы обследовали флору окрестностей горы Вулканной, находящейся в центральной части Анюйского хребта на юге Анюйского нагорья. Гора представляет собой наивысшее поднятие в небольшом массиве, сложенном кислыми кристаллическими породами. Непосредственно с севера к ней примыкает потухший вулкан, последнее извержение которого, по геологическим данным, произошло около 500 лет тому назад. Высшая точка кратера вулкана имеет отметку 1100, основание кратера находится на высоте 600 м. Потоки изверженной лавы неширокой полосой протягиваются вниз по северному склону, а затем по древней долине широко распространяются на запад на протяжении более 30 км (Устиев, 1961).

Обследовав пешеходными маршрутами территорию в радиусе 10—15 км вокруг вулкана, авторы имели возможность сравнить набор видов сосудистых растений, встречающихся на лавовых потоках, являющихся продуктом последнего извержения, и на участках, где такие породы отсутствуют.

Окружающие гору Вулканную поднятия сложены магматическими породами разного состава: непосредственно вблизи кратера располагается массивное поднятие, сложенное кислыми породами, а несколько севернее их сменяют породы среднего и основного составов. Обследованная нами территория расположена в полосе контакта лиственничных редколесий, проникающих по долинам правых притоков р. Большой Анюй в срединную часть Анюйского хребта, с горными тундрами, господствующими на большей части хребта. В окрестностях горы Вулканной лиственничные редколесья обычны по склонам узких долин р. Устиева и ее притоков, огибающих горный массив с востока и юга, а также на южных склонах долины, примыкающей к массиву с севера. Нередко по соседству с разреженными лиственничниками на тех же высотных уровнях, но на более сухих и дренированных местообитаниях отмечены обширные заросли кедровника из *Pinus pumila*. Вокруг озер, образовавшихся в результате подпруживания застывшими потоками лавы стока поверхностных вод, обычны кустарниковые заросли с *Alnus fruticosa*, *Salix boganidensis*, *S. anadyrensis*, *S. pulchra*. Вдоль водотоков по долинам ручьев и речек наиболее характерны кустарниковые сообщества с обилием *Salix pulchra*, *S. krylovii*, *S. hastata*.

На всей остальной территории безраздельно господствуют тундровые сообщества, состав которых широко варьирует в зависимости от местоположения. Южные склоны в нижних частях или выше границы редколесий и стланика обычно заняты кустарниково-мохово-лишайниковыми тундрами с обилием *Vaccinium uliginosum*, *Empetrum subholarcticum*, *Arctous alpinus* и др. Выше этот тип сообществ нередко сменяется дриадовыми тундрами разного состава, а наиболее каменистые участки склонов, как правило, заняты разреженной травяной растительностью и небольшими пятнами лишайниково-моховых дернин. На склонах северных экспозиций более обычны травяно-кустарничковые лишайниково-моховые группировки, где постоянно отмечаются *Cassiope tetragona*, *Diapensia obovata*, *Ledum decumbens*, *Novosieversia glacialis*, *Parrya nudicaulis*, *Saxifraga nelsoniana*, *Valeriana capitata*, *Saussurea tilesii* и др. Плоские вершины невысоких гряд и отдельных сопок большей частью заняты пятнистыми дриадовыми тундрами, а на более высоких вершинах чаще встречаются куртинные дриадовые и пятнистые лишайниковые тундры. При сравнительно небольшом наборе растительных сообществ флора окрестностей горы Вулкан-

ной оказалась достаточно богатой и насчитывает 218 видов, краткая экологическая характеристика которых приведена ниже.

Woodsia ilvensis (L.) R. Br. — Изредка, на сухих щебнистых склонах.

W. glabella R. Br. — Очень редко, среди каменистых россыпей на затененных местах.

Cystopteris fragilis (L.) Bernh. — Очень редко, на щебнистых склонах в травяно-кустарничковых тундрах.

Dryopteris fragrans (L.) Schott. — Нередко, среди каменистых россыпей, на лавовых потоках.

Equisetum arvense L. subsp. *boreale* (Bong.) Tolm. — Обычно, по берегам водотоков и озерков, в сырых депрессиях и в местах снежных забоев.

E. variegatum Schleich. ex Web. et Mohr. — Нередко, у водотоков и на галечниках ручьев и речек.

Lycopodium pungens (Desv.) La Pyl. ex Iljin. — Редко, в сырых желобах стока среди зарослей ольховника и нередко стланика.

L. selago L. subsp. *arcticum* Tolm. — Нечасто, в верхнем поясе гор на склонах северных румбов в травяно-мохово-лишайниковых группировках.

Selaginella sibirica (Milde) Hieron. — Обычно, на щебнистых сухих склонах, на скалах-останцах, на сухих речных террасах.

Larix cajanderi Mayr. — Образует редколесье по бортам защищенных от ветров узких долин, чаще на склонах южной экспозиции.

Pinus pumila (Pall.) Regel. — Образует обширные заросли на щебнистых склонах и вершинах невысоких увалов, иногда вместе с *Larix cajanderi*.

Sparganium hyperboreum Laest. — Обычно, в мелководных озерках.

Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult. — Очень обычно и почти повсеместно: от речных пойм до вершин. Одно из самых часто встречающихся растений на лавовых потоках.

Arctagrostis arundinacea (Trin.) Beal. — Обычно, на пойменных террасах, у подножий склонов — в тундрах и редколесьях.

A. latifolia (R. Br.) Griseb. — Нечасто, вдоль водотоков — преимущественно в верхнем поясе гор.

Agrostis anadyrensis Socz. — Редко, на пойменных террасах рек.

Calamagrostis holmii Lange. — Довольно обычно, вдоль водотоков, среди кустарников по днищам долин, у дорог, в тракторных колеях и в других местах с нарушенной дерниной.

C. langsdorffii (Link) Trin. — Нередко, вдоль водотоков, на террасах рек и ручьев.

C. lapponica (Wahlenb.) C. Hartm. — Нередко, на щебнистых теплых склонах и на сухих пойменных террасах.

C. neglecta (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb. — Обычно, в травяно-кустарничковых тундрах и редколесьях в нижних частях склонов и по днищам долин.

Deshampsia sukatschewii (Popl.) Roshev. — Нечасто, по берегам озер, на речных аллювиях.

Trisetum spicatum (L.) K. Richt. — Обычно, на щебнистых склонах, вершинах, у скал, на поймах. Нередко отмечается на лавовых потоках.

Poa arctica R. Br. — Нередко, в сырых травяных группировках, на местах снежников, у скал, в сырых депрессиях на террасах.

P. glauca Vahl. — Нередко, на щебнистых склонах, вершинах, у скал, на сухих речных террасах. Отмечен на лавовых потоках.

P. malacantha Kom. — Редко, у скал и на щебнистых плоских гребнях сопок.

P. paucispicula Scribn. et Merr. — Редко, у водотоков и в местах залеживания снега.

P. pseudoabbreviata Roshev. — Очень редко, на осыпях в верхнем поясе гор. Отмечен на щебне у кратера вулкана.

Arctophila fulva (Trin.) Anderss. — Обычно, по краям озерков и термокарстовых канав.

Festuca altaica Trin. — Обычно, в травяно-кустарничковых сообществах на поймах, на склонах, у водотоков и на местах снежников.

F. auriculata Drob. — Нечасто, на сухих южных склонах, у скал-останцов.

F. brachyphylla Schult. et Schult. fil. — Нередко, во многих типах тундр и среди зарослей стланика, а также на поймах и у скал. Встречается на лавах.

F. hyperborea Holmen ex Fridericksen. — Редко, в щебнистых тундрах верхнего пояса гор, среди каменистых россыпей, в истоках ручьев.

Roegneria jacutensis (Drob.) Nevski. — Нечасто, на галечниках и пойменных террасах рек.

R. sajanensis Nevski subsp. *villosa* (V. Vassil.) Tzvel. — Редко, у скал-останцов, на береговых обнажениях.

Leymus interior (Hult.) Tzvel. — Редко, но местами обильно на пойменных террасах рек и ручьев.

Eriophorum polystachion L. — Обычно и местами обильно в полосах стока и по днищам ложбин, по берегам озер, в сырых депрессиях на поймах.

E. brachyantherum Trautv. et Mey. — Редко, в сырых депрессиях на речных террасах.

E. callitrix Cham. ex C. A. Mey. — Редко, в полосах стока на склонах.

E. russeolum Fries. — Нечасто, в сырых депрессиях на речных террасах.

E. scheuchzeri Hoppe. — Нечасто, по берегам водотоков, на зарастающих дорогах и колеях.

E. vaginatum L. — Обычно, на слабодренированных горных террасах, в нижних частях пологих склонов, в редколесьях на речных террасах.

Kobresia myosuroides (Vill.) Fiori et Paol. — Нечасто, по краям горных террас и береговых склонов.

Carex vaginata Tausch subsp. *quasivaginata* (Clarke) Malysch. — Обычно, в травяно-кустарничковых сообществах на склонах, в поймах, у водотоков.

C. appendiculata (Trautv. et Mey.) Kük. — Изредка, по берегам озер и речных проток. Образует плотные кочки.

C. eleusinoides Turcz. ex Kunth. — Очень редко, на речных аллювиях.

C. globularis L. — Очень редко, в лиственничниках у подножий южных склонов.

C. gynocrates Wormsk. — Редко, но местами обильно в полосах стока, по днищам ложбин, в депрессиях на террасах.

C. lugens H. T. Holm. — Обычно и почти повсеместно. Доминирует в нижних частях склонов; на слабодренированных горных террасах, по днищам речных долин.

C. melanocarpa Cham. ex Trautv. — Нередко, в травяно-кустарничково-лишайниковых тундрах на склонах и на сухих пойменных террасах.

C. misandra R. Br. — Редко, у водотоков, в полосах стока.

C. podocarpa R. Br. — Довольно обычно, на местах снежников, у водотоков, в пойменных группировках, под скалами.

C. rotundata Wahlenb. — Редко, в сырых депрессиях по берегам озер и на речных террасах.

C. rupestris All. — Обычно, на сухих склонах, вершинах, у скал, по краям пойменных террас.

C. saxatilis L. subsp. *laxa* (Trautv.) Kalela. — Редко, по берегам озер и на сырых речных террасах.

C. scirpoidea Michx. — Очень редко, у водотоков и снежников на выходах основных пород.

C. stans Drej. — Обычно, по берегам озер, в сырых депрессиях на пойменных террасах.

C. tripartita All. — Редко, на местах снежников, у водотоков.

C. williamsii Britt. — Очень редко, в сырых депрессиях на пойменных террасах.

Juncus biglumis L. — Довольно обычно, по берегам озер и водотоков, на местах снежников, у скал, вдоль дорог и в колеях, в сырых депрессиях.

J. castaneus Smith. — Редко, на сырых аллювиях, на суглинистых пятнах в бугорковых тундрах, вдоль дорог.

J. leucochlamys Zing. ex V. Krecz. var. *borealis* Tolm. — Очень редко, на суглинистых пятнах в бугорковых тундрах.

Luzula confusa Lindeb. — Обычно, у скал, на щебнистых вершинах и склонах. Нередко — на лавовых потоках и на осыпных склонах вулкана.

L. multiflora (Retz.) Lej. subsp. *kjellmaniana* (Miyabe et Kudo) Tolm. — Нечасто, у водотоков, вдоль дорог и в колеях, на пойменных террасах.

L. nivalis (Laest.) Spreng. — Довольно редко, в верхней полосе гор — у снежников, в истоках ручьев, в расщелинах скал.

L. parviflora (Ehrh.) Desv. — Очень редко, у водотоков, в зарослях кустарников на пойменных террасах.

L. rufescens Fisch. ex E. Mey. — Очень редко, по берегам ручьев.

L. tundricola Gorodk. ex V. Vassil. — Редко, в травяных группировках на поймах ручьев.

Tofieldia coccinea Richards. — Нечасто, в полосах стока в нижних частях щебнистых склонов.

T. pusilla (Michx.) Pers. — Редко, в полосах стока и в сырых депрессиях на речных террасах.

Veratrum oxysepalum Turcz. — Очень редко, по берегам ручьев и водотоков.

Lloydia serotina (L.) Reichenb. — Редко, у скал, в щебнистых тундрах верхнего пояса гор — на вершинах и склонах, у снежников.

Smilacina trifolia (L.) Desf. — Очень редко, в кустарниково-травяно-моховых группировках у водотоков и озер.

Coeloglossum viride (L.) C. Hartm. — Очень редко, в кустарничково-травяно-лишайниковых тундрах на склонах — в верхнем поясе гор.

Chosenia arbutifolia (Pall.) A. Skvorts. — Нередко, на пойменных террасах р. Устиева.

Salix alaxensis Cov. — Обычно, на пойменных террасах р. Устиева.

S. boganidensis Trautv. — Обычно на пойменных террасах рек и ручьев.

S. fuscescens Anderss. — Редко в сырых депрессиях по берегам озер и по днищам долин.

S. hastata L. — Обычно, по берегам ручьев, на пойменных террасах.

S. krylovii E. Wolf. — Обычно, вдоль водотоков, у подножий склонов, на месте снежников, на речных террасах.

S. lanata L. subsp. *richardsonii* (Hook.) A. Skvorts. — Редко, на местах залеживания снега — в ложбинах и у подножий склонов.

S. phlebophylla Anderss. — Довольно обычно, на щебнистых вершинах и склонах. Отмечено на склонах вулкана близ подножия.

S. polaris Wahlenb. — Очень редко, на местах снежников, в истоках ручьев, в сырых расщелинах скал.

S. pulchra Cham. — Обычно, по берегам ручьев и озер, на сырых речных террасах, по днищам ложбин в верхнем поясе гор.

S. anadyrensis B. Floder. — Нередко, по берегам озер, на береговых откосах и в поймах рек.

S. recurvigemmis A. Skvorts. — Редко, на щебнистых склонах в местах выходов основных пород.

S. reticulata L. — Нередко, в поймах ручьев на местах снежников, у подножий склонов.

S. saxatilis Turcz. ex Ledeb. — Нередко, на пойменных террасах рек и ручьев, в лиственничных редколесьях на склонах, на горных террасах.

S. schwerinii E. Wolf. — Нередко, на пойменных террасах р. Устиева.

S. tschuktschorum A. Skvorts. — Нередко, среди каменных россыпей, по каменистым бортам долин ручьев, на щебнистых склонах у скал.

Betula exilis Sukacz. — Обычно, по днищам долин и в нижних частях склонов, доминант кустарниковых тундр.

B. middendorffii Trautv. et Mey. — Изредка, в нижних частях южных склонов, среди зарослей кедрового стланика и в лиственничных рединах.

Alnus fruticosa Rupr. — Нередко вдоль желобов стока, по берегам озер, на пойменных террасах рек.

Oxyria digyna (L.) Hill. — Нечасто, у водотоков, на местах снежников, у скал.

Polygonum bistorta L. subsp. *ellipticum* (Willd. ex Spreng.) Petrovsky. — Редко, у водотоков, на местах снежников, в полосах стока.

P. laxmannii Lepech. — Очень редко, на щебнистых южных склонах.

P. tripterocarpum A. Gray. — Обычно, в травяно-кустарничковых тундрах долин, на береговых склонах, среди зарослей стланика, на речных террасах.

P. viviparum L. — Нечасто, в сырых травяно-моховых группировках вокруг озер, вдоль водотоков, в полосах стока, на местах снежников.

Claytonia acutifolia Pall. ex Schult. — Обычно, в травяно-кустарниковых и травяно-кустарничковых тундрах на склонах и в долинах.

Stellaria ciliatosepala Trautv. — Обычно, у водотоков, в полосах стока, в травяно-кустарничковых тундрах на склонах, в пойменных луговых и кустарниковых сообществах.

S. fischerana Ser. — Нередко, на галечниках и песчаных террасах рек.

Cerastium beeringianum Cham. et Schlecht. — Редко, на щебнистых склонах, у скал, на пойменных террасах.

Sagina intermedia Fenzl. — Редко, на песчано-галечных аллювиях рек и ручьев.

Minuartia macrocarpa (Pursh) Ostenf. — Редко, в травяно-мохово-лишайниковых тундрах на склонах северных румбов, на местах снежников.

M. rubella (Wahlenb.) Hiern. — Нечасто, на щебнистых склонах, вершинах, на сухих пойменных террасах.

Arenaria capillaris Poir. — Очень редко, в щебнистых тундрах на южных склонах.

A. tschuktschorum Regel. — Нечасто, на щебнисто-мелкоземистых склонах и сухих террасах.

Moehringia lateriflora (L.) Fenzl. — Редко, в поймах, у водотоков на склонах.

Silene stenophylla Ledeb. — Довольно обычно, на склонах и вершинах сопок.

Gastrolychnis affinis (J. Vahl ex Fries) Tolm. et Kozhan. — Очень редко, у водотоков, на сырых скалах и береговых обнажениях.

Dianthus repens Willd. — Нечасто, на щебнистых южных склонах.

Caltha arctica R. Br. — Нередко, вокруг озер, на сырых пойменных террасах.

Delphinium chamissonis G. Pritz. ex Walp. — Нечасто, на береговых склонах, на щебнистых вершинах у скал, обычен на осыпях по склонам вулкана.

Aconitum productum Reichenb. — Нередко, в долинах ручьев, на местах снежников, на пойменных террасах, у скал.

Anemone richardsonii Hook. — Нередко, у водотоков, на местах снежников.

A. sibirica L. — Довольно обычно, у снежников и в щебнистых тундрах верхнего пояса гор — на склонах и вершинах.

Pulsatilla multifida (G. Pritz.) Juz. — Изредка, на щебнисто-мелкоземистых южных склонах.

P. dahurica (Fisch. ex DC.) Spreng. — Довольно обычно на галечниках р. Устиева.

Ranunculus grayi Britt. — Редко, на каменистых склонах, у скал.

R. lapponicus L. — Довольно обычно, в травяно-кустарниковых группировках по берегам озер, на сырых пойменных террасах.

R. nivalis L. — Редко, у снежников, в истоках ручьев.

R. reptans L. — Редко, по сырым берегам озер и проток.

Thalictrum alpinum L. — Обычно, в травяных и травяно-кустарниковых группировках в долинах ручьев, у снежников, на щебнистых склонах.

Papaver microcarpum DC. — Нечасто, на щебнистых склонах, у скал. Нередко на осыпных склонах вулкана.

P. lapponicum (Tolm.) Nordh. — Очень редко, на сырых скалах и береговых обнажениях.

Dicentra peregrina (J. Rudolph) Makino. — Нередко, на щебнистых склонах и вершинах. Обычно на осыпных склонах вулкана.

Erysimum pallasii (Pursh) Fern. — Нечасто, на щебнистых склонах и сухих пойменных террасах.

Cardamine bellidifolia L. — Обычно, у скал, на щебнистых вершинах, у водотоков, на склонах.

Ermania parryoides (Cham.) Botsch. — Нередко, на щебнистых склонах и на осыпях в нижней части вулкана.

Parrya nudicaulis (L.) Regel. — Обычно, в травяно-кустарничковых тундрах на склонах северных румбов, у снежников, вдоль водотоков.

Draba lonchocarpa Rydb. — Очень редко, на щебнистых склонах и на осыпях конуса вулкана.

D. nivalis Liljebl. — Редко, на щебнистых склонах, вершинах, сухих пойменных террасах.

D. pseudopilosa Pohle. — Редко, у водотоков.

Rhodiola atropurpurea (Turcz.) Trautv. et Mey. — Нечасто, в пятнистых тундрах у подножия вулкана, на лавовых потоках.

Saxifraga funstonii (Small.) Fedde. — Обычно, от вершин до речных пойм. Отмечен на лавовых потоках и осыпях конуса вулкана.

S. foliolosa R. Br. — Нередко, в сырых депрессиях вокруг озер, на пойменных террасах, у водотоков.

S. hirculus L. — Нечасто, в сырых депрессиях, полосах и желобах стока.

S. hyperborea R. Br. — Редко, у водотоков, на местах снежников. Часто — у подножия вулкана.

S. nelsoniana D. Don. — Нередко, в травяно-кустарничковых тундрах по днищам долин, в желобах стока, у снежников по берегам озер.

S. nivalis L. — Обычно, на щебнистых склонах, у скал, на лавовых потоках.

S. porsildiana (Calder et Savile) Jurtz. et Petrovsky. — Нечасто, у водотоков и снежников в верхнем поясе гор.

S. punctata L. (=*S. redowskiana* Sternb.). — Обычно, на щебнистых склонах, осыпях, у скал, на лавовых потоках.

S. serpyllifolia Pursh. — Нередко, в щебнистых травяно-кустарничковых тундрах на склонах северных румбов.

S. tenuis (Wahlenb.) H. Smith. — Редко, у сырых скал, в истоках ручьев, у снежников.

Parnassia palustris L. — Нечасто, вдоль водотоков и на местах снежников.

Ribes triste Pall. — Нечасто, по берегам ручьев, в основании южных склонов, у скал-останцов.

Spiraea stevenii (Schneid.) Rydb. — Довольно обычно, на сухих южных склонах, на пойменных террасах, у скал.

Rubus arcticus L. — Нечасто, на сухих пойменных террасах и береговых склонах.

R. chamaemorus L. — Довольно обычно, в сырых травяно-кустарничковых группировках вокруг озер, на пойменных террасах, в нижних частях склонов.

Pentaphylloides fruticosa (L.) O. Schwarz. — Нередко, на пойменных террасах.

Potentilla anachoretica Soják. — Очень редко, на скалах.

P. elegans Cham. et Schlecht. — Редко, на щебнистых вершинах и у скал.

P. crebridens Juz. — Редко, на щебнистых склонах.

P. nivea L. — Редко, на щебнистых склонах и сухих пойменных террасах.

P. stipularis L. — Нечасто, в поймах ручьев и речек.

P. uniflora Ledeb. — Нечасто, на щебнистых склонах и вершинах — преимущественно в верхнем поясе гор.

Acomastylis rossii (R. Br.) Greene. — Редко, у снежников и в истоках ручьев, у водотоков.

Novosieversia glacialis (Adam) F. Bolle. — Редко, у снежников, в травяно-кустарничковых тундрах на склонах северных румбов в верхнем поясе гор.

Dryas punctata Juz. — Обычно, от вершин до пойм. Доминирует во многих типах кустарничковых тундр.

Sanguisorba officinalis L. — Очень редко, на щебнистых южных склонах — на выходах основных пород.

Rosa acicularis Lindl. — Нечасто, в нижних частях южных склонов, на береговых обрывах и сухих террасах.

Oxytropis czukotica Jurtz. — Нередко, на щебнистых склонах и вершинах.

Hedysarum hedysaroides (L.) Schinz et Thell. — Нечасто, на террасах ручьев.

Callitriche palustris L. — Довольно обычно, по берегам озерков.

Empetrum subholarcticum V. Vassil. — Обычно, в лиственничных редколесьях, в зарослях стланика, в травяно-кустарничковых сообществах на террасах рек и ручьев.

Viola epipsiloides A. et D. Löve (=*V. repens* Turcz.). — Изредка, у водотоков.

Chamerion angustifolium (L.) Holub. — Редко, на сухих пойменных террасах, на южных склонах среди зарослей стланика.

C. latifolium (L.) Holub. — Нередко, на галечниках и пойменных террасах.

Hippuris vulgaris L. — Обычно, в мелководных озерах.

Phlojodicarpus villosus (Turcz. ex Fisch. et Mey.) Ledeb. — Редко, у скал и на щебнистых южных склонах на выходах основных пород.

Pyrola grandiflora Radius. — Обычно, в лиственничниках, зарослях кедровника, в травяно-кустарниковых группировках на склонах и террасах.

Orthilia obtusata (Turcz.) Jurtz. — Редко, в лиственничниках, зарослях кедровника, на сухих террасах.

Ledum decumbens (Ait.) Lodd. ex Steud. — Обычно, в редколесьях, зарослях кедровника, в кустарниковых тундрах у подножий склонов.

Rhododendron parvifolium Adam. — Очень редко, в желобах и полосах обогащенного стока.

Cassiope tetragone (L.) D. Don. — Обычно, в травяно-кустарничковых мохово-лишайниковых тундрах на склонах северных румбов, на местах снежников.

Andromeda polifolia L. — Нередко, в сырых депрессиях вокруг озер, на пойменных террасах, у водотоков.

Chamaedaphne calyculata (L.) Moench. — Редко, по берегам озерков, вдоль водотоков.

Arctous alpina (L.) Niedenzu. — Обычно и местами обильно, среди зарослей кедровника, в лиственничных рединах и кустарничковых тундрах выше границы леса и стланика.

Vaccinium vitis-idaea L. subsp. *minus* (Lodd.) Hult. — Обычно, в лиственничниках, зарослях кедровника, в кустарниковых и кустарничковых группировках на склонах.

V. uliginosum L. subsp. *microphyllum* Lange. — Нередко, среди зарослей стланика, на южных склонах, на дренированных террасах.

Oxycoccus microcarpus Turcz. ex Rupr. — Очень редко, в разреженных моховых лиственничниках.

Diapensia obovata (Fr. Schmidt) Nakai. — Редко, в щебнистых и каменистых тундрах на склонах. Отмечено на осыпных склонах вулкана.

Androsace chamaejasme Wulf. subsp. *arctisibirica* Korobk. — Нечасто, в травяно-кустарничковых тундрах на склонах.

A. ochotensis Willd. ex Roem. et Schult. — Редко, на щебнистых склонах и вершинах. Отмечено на склонах вулкана.

Gentiana glauca Pall. — Редко, у снежников, по берегам ручьев.

G. algida Pall. — Нередко, у водотоков, на береговых склонах, в истоках ручьев.

Polemonium acutiflorum Willd. ex Roem. et Schult. — Нередко, в сырых депрессиях, у водотоков.

Eritrichium villosum (Ledeb.) Bunge. — Редко, у снежников, в истоках ручьев.

Myosotis asiatica (Vestergren) Schischk. et Serg. — Редко, у скал, на южных склонах.

Dracocephalum palmatum Steph. — Нередко, на щебнистых южных склонах.

Lagotis minor (Willd.) Standl. — Редко, у водотоков, в истоках ручьев.

Pedicularis adamsii Hult. — Нечасто, в щебнистых травяно-мохово-лишайниковых тундрах в верхнем поясе гор, у снежников.

P. amoena Adam ex Stev. — Нередко, в щебнистых дриадовых тундрах на склонах и вершинах.

P. labradorica Wirsing. — Нередко, в лиственничниках и в травяно-кустарничковых тундрах на склонах и террасах.

P. lapponica L. — Обычно, в лиственничниках и травяно-кустарничковых тундрах на склонах, вдоль водотоков у снежников.

P. oederi Vahl. — Редко, у снежников и в желобах обогащенного стока.

Pinguicula villosa L. — Нечасто, в моховых лиственничниках на склонах.

Linnaea borealis L. — Редко, в кустарниковых зарослях у подножий склонов, вокруг озер, на пойменных террасах.

Valeriana capitata Pall. ex Link. — Обычно в сырых депрессиях, полосах стока, у снежников.

Erigeron acris L. — Очень редко, на галечниках рек и ручьев.

Antennaria friesiana (Trautv.) Ekman. — Нечасто, в травяно-кустарничковых тундрах на склонах, у снежников.

Artemisia arctica Less. — Обычно, в травяно-кустарничковых тундрах на склонах, у снежников, вдоль водотоков.

A. borealis Pall. — Обычно, на галечниках р. Устиева.

A. glomerata Ledeb. — Нечасто, на щебнистых склонах. Отмечено на склонах вулкана.

A. flava Jurtz. — Редко, у водотоков и снежников в верхнем поясе гор.

A. furcata Bieb. — Обычно, на щебнистых склонах и вершинах, на сухих пойменных террасах, на лавовых потоках.

A. kruhsiana Bess. — Довольно редко, на сухих пойменных террасах.

Nardosmia glacialis Ledeb. — Редко, в травяно-мохово-лишайниковых группировках на склонах северных румбов, у водотоков и снежников.

N. gmelinii Turcz. ex DC. — Редко, на галечниках ручьев и речек.

N. frigida (L.) Hook. — Обычно, в сырых депрессиях вокруг озер, на пойменных террасах.

Arnica frigida C. A. Mey. ex Iljin. — Нередко, на щебнистых склонах и вершинах.

A. iljinii (Maguire) Iljin. — Редко, на южных склонах и пойменных террасах.

Senecio atropurpureus (Ledeb.) B. Fedtsch. — Очень редко, в поймах ручьев, у водотоков.

S. tundricola Tolm. — Очень редко, на береговых склонах.

Saussurea oxyodonta Hult. — Редко, в травяных группировках в поймах ручьев.

S. tilesii (Ledeb.) Ledeb. — Нередко, в травяно-мохово-лишайниковых тундрах на склонах, в ложбинах, у подножий сопок.

Taraxacum alaskanum Rydb. — Очень редко, у снежников и водотоков.

T. ceratophorum (Ledeb.) DC. — Редко, на галечниках р. Устиева.

Crepis chrysantha (Ledeb.) Turcz. — Редко, на щебнистых склонах, отмечен на склонах вулкана.

Судя по приведенному выше перечню видов, флора окрестностей горы Вулканной представляет собой довольно ординарную для данного района горную лесотундровую флору (ср.: Заславская, 1982). Бореальные, арктобореальные, гипоарктические и гипоаркто-монтанные виды вместе составляют 56.5% от всей флоры. Соответственно арктические и арктоальпийские виды в сумме составляют 43.5%.

Экологическая структура изученной нами флоры вполне типична для аналогичных горных лесотундровых флор в бассейнах рек Большого и Малого Анюя. Единственной отличительной особенностью обсуждаемой флоры является наличие в ее составе своеобразной парциальной флоры (по терминологии Б. А. Юрцева, 1982), приуроченной к специфическим субстратам, возникшим в результате извержения вулкана. Эта парциальная флора насчитывает 28 видов (что составляет около 13% от всего выявленного числа видов) и включает в основном горные арктические и арктоальпийские — *Hierochloë alpina*, *Trisetum spicatum*, *Poa pseudoabbreviata*, *Festuca brachyphylla*, *Luzula confusa*, *Salix phlebophylla*, *Silene stenophylla*, *Minuartia rubella*, *Delphinium chamissonis*, *Thalictrum alpinum*, *Papaver microcarpum*, *Cardamine bellidifolia*, *Ermania parryoides*, *Draba lonchocarpa*, *Saxifraga funstonii*, *S. hyperborea*, *S. nivalis*, *S. punctata*, *Oxytropis czukotica*, *Diapensia obovata*, *Androsace ochotensis*, *Artemisia glomerata*, *A. furcata*, *Crepis chrysantha*, а также несколько гипоаркто-монтанных

видов — *Dryopteris fragrans*, *Poa glauca*, *Dicentra peregrina*, *Rhodiola atropurpurea*. Эти виды оказались пионерами заселения вулканических лав и туфов. Нигде на этих субстратах перечисленные виды не образуют сколько-нибудь сомкнутого покрова, но местами обилие некоторых видов привлекает внимание: *Delphinium chamissonis*, *Papaver microcarpum*, *Saxifraga hyperborea* отмечаются в заметном обилии в нижних частях конуса, где зимой образуются значительные снежные скопления. *Hierochloё alpina*, *Luzula confusa*, *Saxifraga punctata* очень обычны на лавовых потоках, а *Poa glauca*, *Dicentra peregrina*, *Ermania parryoides*, *Artemisia glomerata* постоянно встречаются на туфовых осыпях по склонам конуса.

Если учесть, что в составе окрестной флоры насчитывается еще несколько десятков видов, неизменно поселяющихся на каменистых, щебнистых и подвижных субстратах, то состав парциальной флоры на продуктах извержения можно рассматривать как в известной степени случайный, обусловленный заносом семян с соседних участков, поэтому есть все основания предполагать, что со временем эта парциальная флора будет постоянно обогащаться. Но уже имеющийся перечень видов-пионеров представляет определенный интерес как материал для целей рекультивации земель, нарушенных в процессе хозяйственной деятельности.

ЛИТЕРАТУРА

Заславская (Королева) Т. М. Изучение флоры Анюйского нагорья (Западная Чукотка). — Бот. журн., 1982, т. 67, № 2, с. 185—195. — *Устиев Е. К.* Анюйский вулкан и проблемы четвертичного вулканизма Северо-Востока СССР. М.: Госгеолтехиздат, 1961. 111 с. — *Юрцев Б. А.* Флора как природная система. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1982, т. 87, № 4, с. 3—22.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 8 VI 1983.

УДК 581.524.44 (235.31

Бот. журн., т. 69, № 10

С. А. Частухина

ОТКРЫТЫЕ РАСТИТЕЛЬНЫЕ ГРУППИРОВКИ ГОРНЫХ ТУНДР ПЛАТО ПУТОРАНА (СЕВЕР СРЕДНЕСИБИРСКОГО ПЛОСКОГОРЬЯ)

S. A. CHASTUKHINA. OPEN PLANT AGGREGATIONS OF THE MOUNTAIN TUNDRAS OF PUTORANA PLATEAU (THE NORTH OF THE MIDDLE SIBERIAN PLATEAU)

Охарактеризованы открытые растительные группировки горных тундр плато Путорана (север Среднесибирского плоскогорья). Они различаются по флористическому составу, по особенностям морфологической структуры, определяемым характером субстрата, и по функциональной структуре (агрегации и семиагрегации). Агрегации составлены только одиночными растениями; семиагрегации содержат, кроме того, ценотически связанные группировки растений — моховые синузии и фрагменты фитоценозов, где эдификатором чаще всего является *Deschampsia borealis*, образующая фрагменты мохово-щучковых и разнотравно-мохово-щучковых фитоценозов.

Горные тундры плато Путорана характеризуются неблагоприятными для растений суровыми природными условиями: сильные морозы зимой (в среднем от —40 до —50 °С), ветры, краткий вегетационный период (в районе исследования — около 1.5 месяца), нестабильные грунты как следствие различных криогенных процессов, малоразвитые почвы, а часто и их отсутствие. В зависимости от конкретных экологических условий здесь формируются группировки растений, различные по строению, составу, уровню ценотической сформированности. Так, в горных тундрах в районе оз. Капчук (где проходили и наши работы) Б. Н. Норин и Л. И. Китсинг (1982) выделили 4 уровня ценотической сформированности растительного покрова, а И. В. Чернядьева (1983) — 5 ти-

пов его строения. Как первый уровень ценотической сформированности и как первый, простейший тип строения в этих работах рассматриваются открытые группировки (агрегации). Они в свою очередь могут различаться по морфологической и функциональной структуре, видовому составу, занимать различную площадь, составляя фитохоры или их элементы, в зависимости от конкретных экологических условий. Определяется условиями местообитания и функциональная структура открытых группировок: они представлены либо собственно агрегациями — набор одиночных, ценотически не связанных растений, либо семиагрегациями (по: Александрова, 1981), когда наряду с одиночными растениями присутствуют и обособленные друг от друга наногруппировки. Набор видов в открытых группировках в первую очередь определяется экологическими условиями.

В агрегации входят на голых суглинистых пятнах в пятнистых тундрах — *Luzula nivalis*,[1] *Vaccinium vitis-idaea*, *Saxifraga bronchialis* subsp. *spinulosa*, *Lagotis minor*, *Equisetum scirpoides*, *Rhacomytrium lanuginosum* и др.; на щебнистых обдуваемых наклонных поверхностях — *Minuartia arctica*, *M. macrocarpa*, *Valeriana capitata*, *Pachypleurum alpinum*, *Silene paucifolia*, *Hierochloë alpina*, *Claytonia joanneana* и др.; на «свежих» каменных и щебнистых россыпях и в местах долгого залеживания снега — одиночные растения видов, свойственных семиагрегациям, — это главным образом *Myosotis asiatica*, а также *Deschampsia borealis*, *Lagotis minor*, *Saxifraga cernua*, *S. foliolosa*. Последняя группа агрегаций, видимо, может с течением времени переходить в семиагрегации.

Видовой состав семиагрегаций невелик (без учета числа видов водорослей и накипных лишайников). Они содержат, кроме упомянутых уже видов, также и *Ranunculus nivalis*, *Oxyria digyna*, *Salix polaris*, *Dicranoweisia crispula* и др., причем набор видов в разных фитохорах различается мало. Грунты, на которых распространены семиагрегации, могут иметь различную структуру в зависимости от того, каким образом организованы криогенными процессами камни, щебень и суглинистые пятна (например, «каменные котлы», полигоны и и др.). На грунтах различной структуры может измениться и размещение растений на площади фитохоры. По характеру структуры грунта под открытыми группировками их можно разделить следующим образом: 1) на щебнистых поверхностях, 2) на каменистых россыпях с суглинистыми пятнами, 3) на каменистых россыпях.

Открытые группировки на щебнистых поверхностях (или суглинисто-щебнистых, мелкоземисто-щебнистых). Здесь формируются различные варианты открытых группировок в зависимости от влажности субстрата и от количества камней. Ниже даны описания трех фитохор, встреченных на данной поверхности.

Фитохора № 1 (рис. 1). Выровненный, плоский участок без выраженного микрорельефа, с суглинисто-щебнистым, очень сырым грунтом, с единичными камнями, иногда образующими небольшие скопления. Покрытие растительностью 8—12%, видовой состав беден: *Deschampsia borealis*, *Salix polaris*, *Lagotis minor*, *Myosotis asiatica*, *Eritrichium villosum*, *Stellaria ciliatosepala*, *Saxifraga foliolosa*, *Rhacomytrium lanuginosum* и др. Растительность на первый взгляд представляется агрегацией. При более внимательном обследовании оказывается, что она в значительной степени составлена микрогруппировками — фрагментами фитоценозов с эдификатором *Deschampsia borealis* и, следовательно, является семиагрегацией. Она состоит из нескольких элементов.

А. Фрагменты фитоценозов (ФФ). Наиболее многочисленные — щучковые ФФ. Растения *Deschampsia borealis* размещены довольно равномерно и редко (на расстоянии 1—3 м друг от друга). Иногда, разрастаясь, они образуют небольшие «кочки», однако отдельные растения не смыкаются ни в надземных, ни в подземных частях. В отмерших, обычно центральных участках дерновины, а также между основаниями живых побегов обычны мхи: *Bryum* sp., *Dicranum spadiceum*, часто присутствует *Stellaria ciliatosepala*, иногда — *Saxifraga foliolosa*, *Oxyria digyna*. У основания дерновины и в ней самой нередко оказыва-

[1] Названия сосудистых растений приведены по: Черепанов, 1981; мхов — по: Абрамова и др., 1961; печеночников — по: Шляков, 1982.

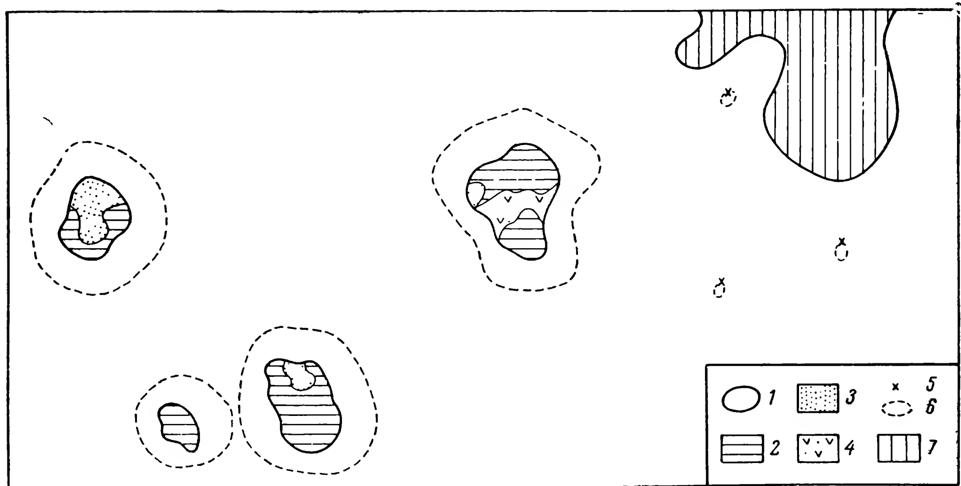


Рис. 1. Участок фитохоры № 1 (семиагрегация на щебнистом сыром субстрате), 2×1 м.

1 — контуры дерновины *Deschampsia borealis*; 2 — участки дерновины *D. borealis* со стебельками мхов между основаниями побегов; 3 — моховые синузии на отмерших частях дерновины *D. borealis*; 4 — отмершие участки дерновины *D. borealis*, покрытые мхами и *Stellaria ciliatosepala*; 5 — растение *Saxifraga foliolosa*; 6 — область распространения корней на глубине 5 см; 7 — камни. Остальная поверхность участка занята суглинисто-щебнистым грунтом.

лись всходы *O. digyna*, *Saxifraga foliolosa*. Иногда встречаются ФФ иного состава, например, ивково-моховые (Salix polaris—Dicranum spadiceum+Drepanocladus uncinatus), мохово-щучковые с *Oxyria digyna* и др. Растения в различных сочетаниях образуют ФФ, однако в их составе трудно найти *Lagotis minor* и *Myosotis asiatica*, они практически всегда растут одиночно, обособленно.

Приведем описания нескольких ФФ фитохоры № 1. 1) Мохово-щучковый ФФ, площадь 70 см². Проективное покрытие: *Deschampsia borealis* — 85, моховая синузия (*Dicranum spadiceum*) — 20, *Bryum* sp., стебли которого пронизывают всю дерновину, — 80%. 2) На подушке из почвы с растительными остатками площадью 1100 см² и высотой 1—3 см — ивково-моховой ФФ: *Salix polaris* (8%) пронизывает моховую синузию (Dicranum spadiceum+Rhacomytrium lanuginosum+Drepanocladus uncinatus) — 85, эпигейные и эпифитные лишайники — 1, *Myosotis asiatica* — 4, не заросшие живыми растениями участки — 2%. 3) Лишайниково-мохово-щучковый ФФ, площадь 16 см². *Deschampsia borealis* — 40, *Cetraria delisei* — 20 (под прикрытием листьев и ветоши *D. borealis*), *Bryum* sp. — 10 (под *C. delisei*), *Saxifraga foliolosa* — меньше 1% (среди *Bryum* sp.), на отмерших частях — эпигейные и эпифитные лишайники — 40%. 4) Мохово-щучковый ФФ, площадь 60 см². Проективное покрытие *D. borealis* — 80%, на скоплении почвенных частиц у ее основания — моховая синузия (Dicranum spadiceum+Rhacomytrium lanuginosum+Pohlia cruda) — 20% и *Saxifraga foliolosa*, рядом на комочке почвы площадью менее 1 см² — виргинильное растение *S. foliolosa*. Из дерновины *D. borealis* спускается на грунт *Stellaria ciliatosepala*, а ее корень идет под *D. borealis* в образовавшуюся там почвенную подушку высотой 1.5 см. Под ветошью *D. borealis* на грунте — многочисленные всходы *Stellaria ciliatosepala*, *Minuartia arctica* (?). 5) Мохово-кисличниковый ФФ, площадь 70 см². Проективное покрытие: *Oxyria digyna* — 80, синузия *Bryum* sp. — 92 (с примесью *Dicranum spadiceum* — меньше 1%), виргинильная *Deschampsia borealis* — меньше 1%.

Б. Небольшие подушечки, чуть возвышающиеся над поверхностью щебня и представляющие собой остатки растительной дернины с почвенными частицами, скрепленные отмершими корнями, живыми и мертвыми мхами (в основном *Rhacomytrium lanuginosum*, *Lophozia wenzelii*), эпифитными и эпигейными лишайниками. Иногда такие подушечки покрыты синузиями (моховыми, лишайниковыми) или группировкой — ФФ (см. № 2). Их обычные размеры невелики — 1—300 см².

В. Синузии — разбросанные местами подушечки *Dicranoweisia crispula* диаметром 5—8 см, которые могут сливаться, образуя более крупные подушки, среди которых иногда находятся растения *Saxifraga foliolosa*.

Г. Одиночные, не входящие в состав микрогруппировок растения: *Lagotis minor*, *Myosotis asiatica*, *Eritrichium villosum*, *Saxifraga foliolosa*, бóльшая часть растений популяции *Stellaria ciliatosepala*, *Oxyria digyna*, редко *Luzula nivalis*, *Salix polaris*, а также некоторые (чаще молодые) особи *Deschampsia borealis*. У основания растений *Myosotis asiatica* в отличие от *Deschampsia borealis* ветошь необильна, сухо и не происходит накопления почвенных частиц. Даже под образующими куртинки площадью около 100 см^2 растениями *Myosotis asiatica* крайне редко можно встретить особи другого вида (мы нашли один стебелек *Dicranum* sp. и один всход *Saxifraga* sp.). Видимо, растения *Myosotis asiatica* приспособлены к одиночному произрастанию: они не нуждаются в фитоценотической среде, создаваемой другими растениями и обычно являющейся благоприятной в суровых экологических условиях, и сами не дают приюта другим растениям.

Кроме того, на щебне часто встречаются всходы *Oxyria digyna*, *Saxifraga foliolosa*, *Myosotis asiatica*, *Stellaria ciliatosepala*, они обычны также у основания дерновин *Deschampsia borealis*; было найдено на щебне и несколько виргинильных растений *Dryas octopetala*. Местами довольно многочисленны ювенильные мхи, вероятно, это *Rhacomytrium lanuginosum*.

Бóльшая часть растительного покрова представляет собой ФФ (около 6% покрытия), меньшая — приходится на одиночные растения и группировки на подушках из растительных остатков и почвенных частиц (по 2%), и менее 1% — на синузии *Dicranoweisia crispula*.

Фитохора № 2. Соседствует с фитохорой № 1 и сходна с ней, различие имеют морфологический характер: камни здесь уже настолько многочисленны, что образуют связную каменную сеть шириной около 1 м, разбивающую суглинисто-щебнистый субстрат на ячейки 3—4 м в поперечнике. Камни диаметром 80—100 см выступают над поверхностью щебня на 10—30 см. Почва практически отсутствует, лишь под группировками растений заметен незначительный (до 1.5 см глубиной) торфянистый слой различной степени минерализации, иногда, видимо, приближающийся к гумусному.

Растительность представлена семиагрегацией с покрытием около 5%. Составляющие эту семиагрегацию элементы расположены в основном на пятнах суглинисто-щебнистого грунта, заключенных в каменную сеть, занимая обычно 10—15% площади пятен.

А. ФФ: мохово-щучковые (Deschampsia borealis—Bryum sp.), иногда с участием *Stellaria ciliatosepala*, реже разнотравно-моховые (например, Oxyria digyna+Myosotis asiatica—Dicranum spadiceum) и ивково-моховые (Drepanocladus uncinatus—Salix polaris).

Б. Подушки из растительных остатков и почвенных частиц, аналогичные описанным в фитохоре № 1, но не так многочисленны.

В. Моховые синузии (*Rhacomytrium lanuginosum* и *Dicranoweisia crispula*), заходящие иногда с пятна на камни.

Г. Одиночные растения: *Lagotis minor*, *Oxyria digyna*, *Saxifraga foliolosa*; на грунте нередки всходы *S. foliolosa*.

Здесь, как и в фитохоре № 1, бóльшая часть растительного покрова существует в виде ФФ (в пределах пятна — около 10% покрытия, иногда до 40), меньшая площадь приходится на моховые синузии и подушки из растительных остатков и почвенных частиц (2—5%) и одиночные растения (менее 1%).

Фитохора № 3 представлена агрегацией на сухом субстрате (рис. 2). Уклон на юг 5—7°, верхняя часть склона. Субстрат подвижный, щебнистый, щебень 2—7 см в диам. На вертикальном разрезе грунта можно различить несколько горизонтов: 0—2 см — щебень, единичны небольшие камни; 2—8 см — мелкозем, 8—80 см — сухой мелкий щебень с небольшими камнями; глубже 80 см — крупные валуны. Общее проективное покрытие растительностью 3—6%; видовой состав резко отличен от описанных выше группировок: *Dryas octopetala*, *Claytonia joanneana*, *Crepis chrysantha*, *Hierochloë alpina*, *Neuroloma nudicaule*, *Minuartia arctica*, *M. macrocarpa*, *Silene paucifolia*, *Senecio resedifolius*, *Stellaria*

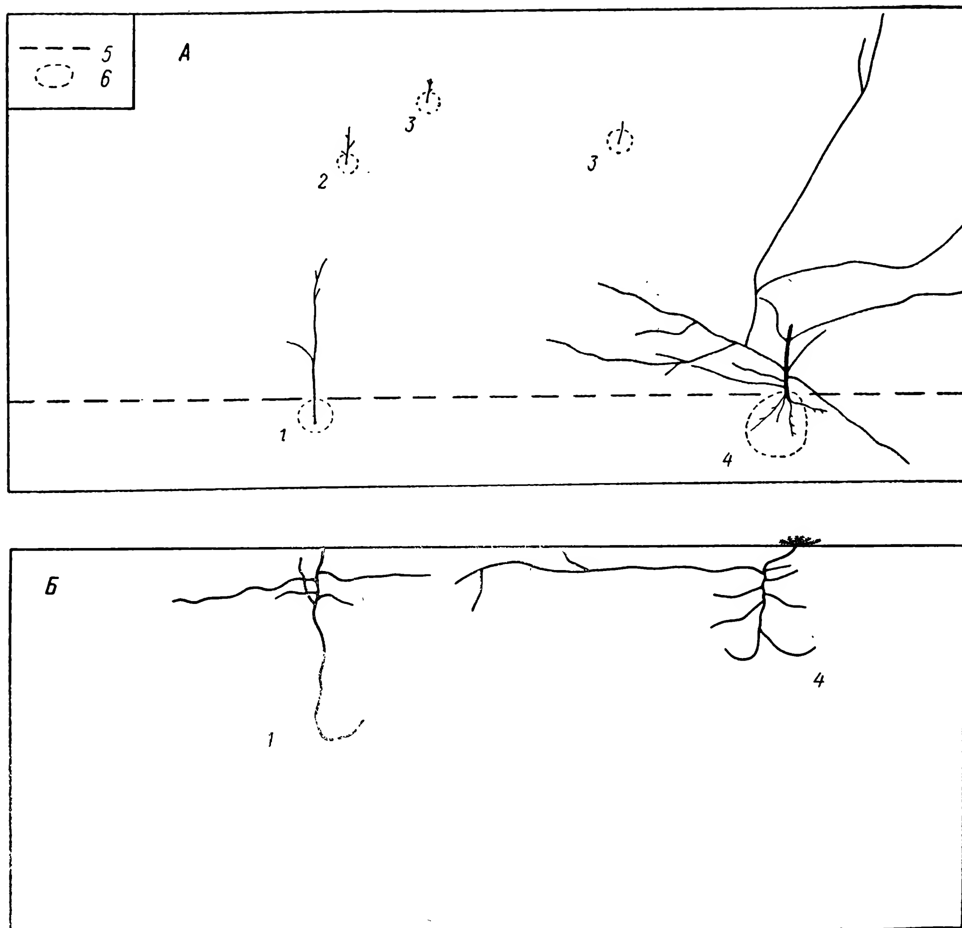


Рис. 2. Участок фитохоры № 3 (агрегация на щебнистом сухом подвижном субстрате), 2×
×1 м.

А — корневые системы растений на глубине 5 см, *Б* — вертикальный профиль растительности. *1* — *Silene paucifolia*, *2* — *Neuroloma nudicaule*, *3* — *Stellaria fischerana*, *4* — *Minuartia arctica*, *5* — линия вертикального разреза, *6* — контуры надземной части растений. Для *M. arctica* не показаны многочисленные волосовидные корни, отходящие от более крупных корней.

fischerana, *Valeriana capitata*, мхи (*Bryum* sp., *Dicranum* sp.) и лишайники (*Cetraria islandica*) — единично. Растения не соприкасаются в надземной части; в подземной части растения также не контактируют, хотя насыщенность здесь органами растений значительно больше. Эта растительная группировка является собственно агрегацией.

Открытые группировки на каменистых россыпях с суглинистыми (или щебнисто-суглинистыми) пятнами. Большие площади занимают каменные россыпи с более или менее равномерно разбросанными по ним суглинистыми, иногда с примесью почвенных частиц и щебня пятнами. Такие каменные россыпи в свою очередь образуют разные варианты структур грунта в зависимости от соотношения площадей, занятых пятнами и камнями, от их размеров и высоты относительно друг друга; набор и соотношение видов растений также могут меняться. Нередко пятна имеют свою внутреннюю структуру — полигональную или полигонально-трещиноватую. Часто различные варианты встречаются вперемежку. Например, описаны расположенные рядом каменные котлы (каменные полигоны), в одном из них на пятне по сети узких трещин шириной в несколько миллиметров в суглинке «проходят» одиночные растения *Stellaria ciliatosepala*, *Myosotis asiatica*, а в стыках трещин находятся подушечки *Dicranoweisia crispula*, в другом же — суглинисто-щебнистое пятно с примесью мелкозема наполовину по-

крыто подушечками высотой около 2 см. Эти подушечки представляют собой комочки почвы, пронизанные отмершими неопределенными корнями и покрытые корочкой лишайников и *Rhacomytrium lanuginosum*, иногда с единичными растениями *Carex* sp.; вероятно, это остатки существовавшей на этом месте растительной дернины, разрушенной происходящими в грунте криогенными процессами.

Для примера приведем описание фитохоры № 4. Выровненный участок, занятый каменными полигонами площадью 4—10 м^2, где суглинистые пятна с примесью мелкого щебня окаймлены каменной сетью шириной 30—80 при диаметре камней 5—40 см. На камнях находятся эпилитные лишайники и пятна *Andreaea rupestris*, между камнями иногда — подушки *Dicranoweisia crispula*. Полигоны округлой формы, диаметром 1—3 м, с намечающейся внутри полигональной структурой из камней диаметром 3—12 см (наиболее крупные камни расположены обычно в центре пятна). Покрытие растительностью 15—20%. Данная фитохора представлена, на первый взгляд, агрегацией, однако при внимательном осмотре оказывается, что, кроме действительно одиночных растений, здесь присутствуют и микрогруппировки — ФФ, обособленные друг от друга, т. е. налицо семиагрегация. Для ее характеристики приведем состав растительности на одном из наиболее типичных здесь полигонов с диаметром пятна 2 м. Растения расположены в основном по периферии пятна, у камней.

А. Фрагменты фитоценозов. Их было 6. Из них 5 щучковых ФФ «прижаты» к камням, окружающим пятно. Они образованы старыми растениями *Deschampsia borealis*, на остатках которой и на скоплениях в них почвенных частиц существуют эпигейные и эпифитные лишайники и мхи (*Bryum* sp., *Lophozia wenzelii*, *Anthelia juratzkana*), иногда образующие синузии; в одном ФФ присутствовала, кроме того, *Stellaria ciliatosepala*, а в другом — виргинильные растения *Oxyria digyna*, *Ranunculus nivalis*. Размеры таких щучковых ФФ — около 100 см^2. В середине пятна оказался лишь один ФФ — из субсенильной *Oxyria digyna* площадью 100 см^2, отмершие части которой покрыты теми же мхами, какими покрыты остатки *Deschampsia borealis*, под листьями — всходы этого же вида.

Б. Микрогруппировки на подушках из смеси растительных остатков и почвенных частиц (их насчитывалось 23). У камней расположены 5 потерявших связь участков отмершей дерновины *Deschampsia borealis* размером 8—10×2—3 см, покрытых мхами и лишайниками, свойственными щучковым ФФ: *Bryum* sp., *Anthelia juratzkana*, *Lophozia wenzelii* с одиночным растением *Saxifraga foliolosa*. В толще этих остатков много мертвых мхов. По площади пятна распределились подушка с теми же мхами и лишайниками и *Oxyria digyna*; 16 расположенных рядом подушечек (площадь 6—50 см^2), покрытых корочкой тех же мхов и лишайников; подушечка (площадь 40 см^2), покрытая теми же мхами и лишайниками, на ней растут 2 особи *Ranunculus nivalis*.

В. Одиночные растения. Их оказалось 40 (не считая всходов), причем по периферии пятна расположены в основном старые растения, а в центре — виргинильные. У камней находились одиночное старое растение *Oxyria digyna*, под ним — несколько стебельков *Pohlia cruda*; одиночное растение *Ranunculus nivalis*, в 1—3 см от которого — всходы разных видов, в том числе *Oxyria digyna*; 3 маленькие подушечки *Stereocaulon alpinum* площадью 1.5 см^2; старое генеративное растение *Oxyria digyna*, под которым с трудом было обнаружено только 3 стебелька *Dicranum* sp., у края растения много всходов *Oxyria digyna* и, вероятно, *Saxifraga cernua* (под листьями *O. digyna* обнаружено взрослое растение *S. cernua*); растение *Ranunculus nivalis*, под прикрытием которого оказалось несколько всходов, в том числе *Oxyria digyna*; 4 средневозрастных генеративных и одно виргинильное растение *Deschampsia borealis*; обособленное растение *Saxifraga foliolosa*; растение *Stellaria ciliatosepala*. По остальной части пятна распределились 3 виргинильных растения *Oxyria digyna*, 3 молодых генеративных и 16 виргинильных растений *Deschampsia borealis*, 3 виргинильных растения *Ranunculus nivalis*.

На субстрате очень обильны всходы *Oxyria digyna*; так, в пределах пятна на площадке 50×50 см оказалось 30 всходов этого вида.

В этой фитохоре растительность наполовину составлена ценотически связанными растениями, а наполовину — одиночными.

Открытые группировки на каменистых россыпях. Были отмечены не столь часто по сравнению с предыдущими вариантами. Они существуют в местах долгого залеживания снега. Как пример таких группировок приведем описания двух фитохор.

Фитохора № 5. Снег сходит здесь очень поздно; так, еще 27 VII 1983 рядом, в 5 м, существовали остатки снежника, тогда как бо́льшая часть территории района освободилась от снега в данном году уже к началу июля. Растительность представляет собой агрегацию из низших растений: на камнях диаметром 20—60 см встречаются пятна *Andreaea rupestris* и немногочисленные (покрытие меньше 1%) эпилитные лишайники.

Фитохора № 6. Уклон на юго-восток 2°, довольно «свежая» каменистая россыпь с диаметром камней 15—20, реже 30—80 см, с несколько бо́льшим покрытием эпилитными лишайниками (до 5%). Этот участок расположен в нескольких десятках метров от снежника, снег сходит, видимо, раньше, чем на территории предыдущей фитохоры. Здесь уже присутствуют высшие растения и проявляются фитоценотические отношения. Растительность (проективное покрытие 7—8%) можно рассматривать как переходную от агрегации к семиагрегации, так как ценотические образования (ФФ, синузии) хотя и присутствуют, но немногочисленны (приблизительно 1% покрытия). Элементы растительности: А) ФФ (они единичны): разнотравно-моховые (Oxyria digyna+Myosotis asiatica—Bryum sp.), где *Bryum* sp. покрывает участки отмершей дерновины *Deschampsia borealis* (видимо, это остатки прежних мохово-щучковых ФФ), их размер — до 25 см в диаметре. Б) Синузии (они тоже немногочисленны) — подушечки *Dicranoweisia crispula* диаметром около 4 см. В) Одиночные растения: *Myosotis asiatica* (наиболее обильный вид), *Oxyria digyna*, *Saxifraga cernua*, *Eritrichium villosum* и др. Кроме того, на камнях отмечены пятна *Andreaea rupestris.* По грунту редко и неравномерно разбросаны всходы *Deschampsia borealis*, *Oxyria digyna*, *Myosotis asiatica* и других видов.

В этой фитохоре ценотически связанной оказывается лишь малая часть растительности (приблизительно 1% покрытия).

Итак, открытые группировки в обследованном нами районе различаются в зависимости от экологических условий по их функциональной структуре (агрегации и семиагрегации), по особенностям морфологической структуры, определяемым характером субстрата, по флористическому составу.

В самых крайних условиях существования растительности агрегации распространены в местах наиболее долгого залеживания снега, на сыром субстрате и на самых сухих подвижных поверхностях. При смягчении условий существования проявляются ценотические отношения между растениями — образуются моховые синузии и ФФ, причем чем благоприятнее условия существования, тем бо́льшая часть растительного покрова существует в этих формах. Агрегации в местах долгого залеживания снега при несколько бо́лее раннем его сходе заменяются семиагрегациями с основным эдификатором *Deschampsia borealis*, образующим мохово-щучковые и разнотравно-мохово-щучковые ФФ. Агрегации на сухих щебнистых местообитаниях при увеличении влажности и уменьшении подвижности субстрата заменяются дриадовыми тундрами, которые имеют более сложную структуру.

Обследованные нами открытые группировки состоят из следующих элементов: агрегации составлены одиночными растениями, основные элементы семиагрегаций: А) ФФ (чаще всего щучковые); Б) различные группировки на подушках из смеси растительных остатков и почвенных частиц (обычно моховолишайниковые, иногда образующие синузии); В) моховые синузии; Г) одиночные растения (наиболее распространенные — *Lagotis minor*, *Oxyria digyna*, *Deschampsia borealis*, *Myosotis asiatica*. На влажных субстратах, как на голом грунте, так и под прикрытием взрослых растений, довольно многочисленны всходы разных видов, особенно под *Oxyria digyna* и *D. borealis*. Однако зарастание голых участков происходит медленно (молодые растения встречаются редко), всходы здесь в своем большинстве гибнут. Вероятно, существование растений в форме ФФ обусловлено крайне неблагоприятными для выживания всходов условиями среды, которые оказываются смягченными в пределах фитогенных полей взрослых растений.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова А. Л., Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 714 с. — *Александрова В. Д.* Открытые растительные группировки полярной пустыни острова Земля Александры (Земля Франца-Иосифа) и их классификация. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 5, с. 636—649. — *Норин Б. Н., Китсинг Л. И.* Стадии формирования растительных сообществ в горных тундрах плато Путорана. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 1, с. 15—25. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Чернядьева И. В.* Растительность горных тундр северо-запада плато Путорана. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 6, с. 803—812. — *Шляков Р. Н.* Печеночные мхи севера СССР, вып. 5. Л.: Наука, 1982. 195 с.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 23 XII 1983.

УДК 581.524.44 : 634.948 : 581.526.33

Бот. журн., т. 69, № 10

С. Г. Самбук

О ФИТОЦЕНОТИЧЕСКОЙ ЗАМЕЩАЕМОСТИ *PINUS SYLVESTRIS* И *BETULA PUBESCENS* В ЗАБОЛОЧЕННЫХ ЛЕСАХ

S. G. SAMBUK. ABOUT PHYTOCOENOTIC REPLACEMENT OF *PINUS SYLVESTRIS* AND *BETULA PUBESCENS* IN SWAMP FORESTS

Изучали реакцию 13 видов травяно-кустарничкового и мохового ярусов на изменение обилия *Pinus sylvestris* и *Betula pubescens* в древесном ярусе березово-сосновых и сосново-березовых заболоченных лесов юго-западного Приладожья. Показано, что в рассмотренных сообществах сосна и береза обладают примерно одинаковым средообразующим эффектом, являются фитоценотически замещаемыми видами.

Понятие «фитоценотическая замещаемость видов» введено Б. М. Миркиным (1968). Фитоценотически замещаемыми называются виды, обладающие примерно одинаковым средообразующим эффектом. Как справедливо отмечалось (Василевич, 1966, 1983), изменения среды, создаваемые видом, обычно относительно неспецифичны и виды-спутники приурочены не к видам-эдификаторам, а к определенным фитосредам, которые могут создаваться разными эдификаторами. Однако фактические данные, подтверждающие это положение, встречаются в литературе сравнительно редко (Миркин, 1968; Боч, Василевич, 1980).

В настоящей работе мы предприняли попытку сравнить реакцию видов травяно-кустарничкового и мохового ярусов на изменение обилия видов древесного яруса в березово-сосновых и сосново-березовых заболоченных лесах юго-западного Приладожья. Материалом послужила выборка из 17 геоботанических описаний, выполненных сотрудниками лаборатории растительности лесной зоны Ботанического института имени В. Л. Комарова АН СССР в окрестностях пос. Ириновка Всеволожского р-на Ленинградской обл. Описания выполняли на пробных площадях размерами 20×20 м, где проводили учет древостоя, видов кустарникового яруса и подроста. Участие древесных пород определяли по методике, предложенной В. И. Василевичем (1980). Для этого определяли величину

$$^1/_2\left(\frac{S_i}{\sum S_i}+\frac{N_i}{\sum N_i}\right)c,$$

где S_i — сумма площадей сечения стволов данного вида, N_i — число стволов, а c — сомкнутость крон. Смысл этой величины состоит в том, что для каждого вида находится средняя доля его участия в древостое по сумме площадей сечения и числу стволов, а затем общая сомкнутость крон делится по видам пропорционально этим долям. Покрытие видов травяно-кустарничкового и мо-

хового ярусов определяли как среднее по 20 площадкам размерами 0.5×1 м, располагавшимся через случайные интервалы в пределах пробной площади.

Сосново-березовые и березово-сосновые черничные сфагновые леса широко распространены в данном районе на достаточно бедных торфянистых почвах с избыточным поверхностным увлажнением. Мощность торфяного слоя колеблется от 0.1 до 0.7 м. Торф переходного типа, древесный (сосново-березовый). Сомкнутость древесного яруса 0.3—0.7 при высоте древостоя 12—16 м. Береза и сосна встречаются в различных соотношениях, их возраст — от 60 до 120 лет. Изредка встречается ель, осина и серая ольха. В разреженном подлеске отмечены *Sorbus aucuparia*, *Salix cinerea*, *Frangula alnus*. В травяно-кустарничковом ярусе (суммарное покрытие 20—50%) постоянно встречаются *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Melampyrum pratense*, *Carex globularis*, *Molinia caerulea*, *Lerchenfeldia flexuosa*, *Ledum palustre* и *Vaccinium uliginosum*. Реже встречаются *Chamaedaphne calyculata*, *Eriophorum vaginatum*, *Solidago virgaurea*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea* и др. В моховом ярусе (суммарное покрытие 30—80%) наиболее обильны *Sphagnum girgensohnii*, *S. russowii*, *Polytrichum commune*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*. Единично встречаются *Dicranum scoparium*, *Brachythecium curtum*, *B. mildeanum*, *Aulacomnium palustre*, *Sphagnum magellanicum*, *S. centrale*, *S. angustifolium*.

Данные сообщества были не случайно выбраны в качестве объектов исследования. Дело в том, что доминанты древесного яруса — сосна и береза, как правило, встречаются в описанных сообществах совместно. На одних пробных площадях преобладает сосна, на других — береза. Есть описания, где эти древесные породы находятся в примерно равных соотношениях. Учитывая, что взаимодействия между растениями в сообществах распространяются преимущественно по вертикали (Ниценко, 1968; Лащинский, 1981), логично предположить, что воздействие древесной породы на элементы подчиненных ярусов пропорционально участию данной породы в сложении древесного яруса. Правомерность такого предположения подтверждается сведениями (Котов, 1983), что в заболоченных лесах этого района эдификаторное воздействие сосны и березы примерно одинаково. Если воздействие каждой древесной породы специфично, то разные элементы травяно-кустарничкового и мохового ярусов должны по-разному реагировать на изменение участия древесных видов в сложении древостоя и в подчиненных ярусах должны быть группы видов, для которых увеличение участия в древостое одной из двух древесных пород меняет условия среды в благоприятном (неблагоприятном) направлении. На изменение условий среды вид, как правило, реагирует изменением обилия, поэтому для решения поставленной задачи требовалось ответить на вопрос: существуют ли статистически достоверные корреляции видов травяно-кустарничкового и мохового ярусов с видами древесного яруса? Учитывая, что увеличение участия сосны в сложении древесного яруса сопровождается уменьшением участия березы (и наоборот), все имеющиеся описания можно расположить в ранжированный ряд по этому признаку и для решения задачи использовать непараметрический коэффициент ранговой корреляции Спирмена (Кендалл, 1975). В таблице представлены значения коэффициентов ранговой корреляции сосны и березы с 13 видами травяно-кустарничкового и мохового ярусов. Для расчета коэффициентов не использовали виды, встретившиеся единично, и виды, обилие которых практически не различалось на всех пробных площадях. Из таблицы видно, что только два вида из 13 — *Melampyrum pratense* и *Lerchenfeldia flexuosa* — обнаружили достоверную положительную связь с березой (критическое значение коэффициента Спирмена при 95%-ном доверительном уровне равняется 0.48) и один вид — *Dicranum polysetum* — с сосной. Достоверные отрицательные связи не обнаружены.

Таким образом, оказалось, что большинство элементов травяно-кустарничкового и мохового ярусов не реагирует на изменение соотношения сосны и березы в сложении древостоя, не различаются эти два вида по их воздействию на среду. Следовательно, сосну и березу в рассмотренных сообществах, в данном конкретном участке перекрывания их экологических амплитуд, можно считать фитоценотически замещаемыми видами.

Значения коэффициентов ранговой корреляции *Pinus sylvestris* и *Betula pubescens* с видами травяно-кустарничкового и мохового ярусов

Вид	*Pinus sylvestris*	*Betula pubescens*
Vaccinium vitis-idaea	0.44	—0.35
V. myrtillus	0.42	0.13
V. uliginosum	0.35	—0.11
Melampyrum pratense	0.01	0.66
Carex globularis	—0.36	0.23
Molinia caerulea	0.31	—0.04
Lerchenfeldia flexuosa	—0.19	0.55
Ledum palustre	0.30	—0.01
Pleurozium schreberi	+0.14	0.02
Dicranum polysetum	0.70	—0.37
Polytrichum commune	0.01	—0.08
S. girgensohnii	0.20	—0.16
S. russowii	0.24	—0.11

Это важно учитывать, например, при классификации растительности. Формальное применение доминантного подхода в данном случае приведет к тому, что леса с преобладанием сосны должны быть отнесены к одному синтаксону, березы — к другому. Учет фитоценотической замещаемости доминантов древесного яруса позволяет рассматривать все описанные сообщества в пределах одной растительной ассоциации — сосново-березовый лес черничный сфагновый.

Из вышесказанного следует вывод, что доминантный критерий не всегда оправдан при классификации даже бореальных лесов.

ЛИТЕРАТУРА

Боч М. С., Василевич В. И. Состав и структура растительности грядово-мочажинного комплекса.—Экология, 1980, № 3, с. 22—30. *Василевич В. И.* Учение о непрерывности растительного покрова. — Тр. МОИП, 1966, т. 27, с. 59—69. — *Василевич В. И.* Эвристико-статистический метод классификации растительности. — В кн.: Взаимосвязи компонентов лесных и болотных экосистем. Л.: Наука, 1980, с. 18—32. — *Василевич В. И.* Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983. 245 с. — *Кендалл М.* Ранговые корреляции. М.: Мир, 1975. 216 с. — *Котов С. Ф.* Количественная оценка эдификаторной роли древесных видов. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 1, с. 39—48. — *Лащинский Н. Н.* Структура и динамика сосновых лесов Нижнего Приангарья. Новосибирск: Наука, 1981. 272 с. — *Миркин Б. М.* Специфика доминантов и экологическая классификация фитоценозов. — Учен. зап. Перм. пед. ин-та, 1968, т. 64, с. 27—30. — *Ниценко А. А.* О понятиях фитоценоза и ассоциации как первичных единиц геоботанического исследования. — В кн.: Ботаника (Исследования), вып. 10. Минск: Белорус. отд. ВБО, 1968, с. 25—40.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 23 I 1984.

УДК 551.79

Бот. журн., т. 69, № 10

К. П. Проскурин

ЧЕТВЕРТИЧНЫЕ ФЛОРЫ ПРЕДУРАЛЬЯ

K. P. PROSKURIN. QUATERNARY FLORAS FROM THE PREURALS

Сообщаются результаты изучения четырех ранне-среднечетвертичных флор и одной позднечетвертичной. Флоры лесные, их основу составляют современные и местные древесно-кустарниковые породы, многие травянистые растения. Обнаружен один вымерший вид — *Azolla interglacialis* — и виды, ныне отсутствующие на Урале (*Alnus* cf. *barbata*, *Euphorbia esula*, *Corispermum* cf. *orientale*, *Ballota* cf. *nigra*, *Carduus acanthoides*).

Палеокарпологический материал выделен из образцов пород, присланных В. Л. Яхимович (г. Уфа) в лабораторию палеоботаники Ботанического инсти-

тута им. В. Л. Комарова АН СССР (она же составила описания разрезов; приведены с сокращениями).

Р. Южная Кельтма. Скважина № 63, пробуренная на левом берегу (Северное Предуралье), вскрыла слои (мощность, м):

1.	Торфо-почва	0.20
2.	Глина желто-коричневая	1.40
3.	Глина темно-серая, алевритистая	4.10
4.	Песок серый, полимиктовый	30.30
5.	Суглинок темно-серый, иловатый, содержит прослои алеврита с растительной трухой	1.50
6.	Песок серый, полимиктовый, мелкозернистый	0.60

Из слоя 5 взят образец 536, откуда выделены остатки следующих растений:

Chara sp.	3 оогония
Bryales gen. indet.	Веточки
Azolla interglacialis P. Nikit.	1 мегаспора
Picea sp.	Много обломков хвои
Larix sp.	1 обломок хвои
Pinus sp.	1 семя
Batrachium sp.	1 плод
Ranunculus sp.	2 плода
Betula alba L.	6 плодов
B. cf. *nana* L.	2 плода
Atriplex hastata L.	1 семя
Chenopodium rubrum L.	То же
Viola sp.	» »
Rorippa islandica (Oed. ex Murr.) Borb.	2 семени
Potentilla sp.	То же
Potamogeton filiformis Pers.	1 эндокарп
P. perfoliatus L.	3 эндокарпа
P. pusillus L.	2 эндокарпа
Carex subgen. *Carex*	4 плода
Carex subgen. *Vignea*	5 плодов
Eleocharis palustris (L.) R. Br.	То же

Пос. Дутово расположен на левом берегу р. Печоры (Северное Предуралье), в 40 км южнее г. Вуктыл. Ниже поселка, у пристани, в естественном обнажении сверху вниз вскрываются следующие слои (мощность, м):

1.	Почва	0.10—0.15
2.	Суглинок темно-серый с обломками древесин	0.15
3.	Супесь желтая	0.70
4.	Песок желтый, мелкозернистый, полимиктовый	1.20
5.	Песок светло-серый, мелкозернистый, полимиктовый	0.50
6.	Переслаивание серой иловатой глины, иловатого голубовато-серого алеврита и серого мелкозернистого песка	1.20
7.	Песок светло-серый, мелкозернистый, полимиктовый	1.50
8.	Песок светло-серый, мелкозернистый, полимиктовый. Содержит линзы растительной трухи: верхняя линза мощностью 1—2, нижняя — 7 см; последняя залегает на высоте 0.5—0.6 м над уровнем воды, простираясь на несколько метров	0.70—0.80

Из слоя 8 (второй столбец — верхняя линза, третий — нижняя) получены остатки следующих растений:

Bryales gen. indet.	Веточки	
Selaginella selaginoides (L.) Link	2 мегаспоры	1 обломок мегаспоры

Larix sp.	—	1 брахибласт
Pinus sp.	1 семя	4 семени
Batrachium sp.	1 плод	4 плода
Ranunculus acris L.	1 плод	—
Ranunculus sp.	3 плода	2 плода
Thalictrum simplex L.	3 плода	—
Betula cf. *alba* L.	—	3 плода
B. nana L.	31 чешуя	6 чешуй, 32 плода
Chenopodium album L.	—	3 семени
Corispermum cf. *orientale* Lam.	—	1 плод
Polygonum viviparum L.	2 луковички	—
Rumex sp.	—	1 плод
Viola sp.	—	1 обломок семени
Salix sp.	1 коробочка	1 обломок листа
Dryas octopetala L.	Обломки листьев	
D. cf. *punctata* Juz.	—	1 обломок листа
Potentilla sp.	3 плода	6 плодов
Myriophyllum verticillatum L.	2 плода	8 плодов
Menyanthes trifoliata L.	Обломки семян	6 семян
Hippuris vulgaris L.	3 плода	10 плодов
Potamogeton alpinus Balb.	1 эндокарп	3 эндокарпа
P. filiformis Pers.	То же	15 эндокарпов
P. lucens L.	» »	2 эндокарпа
P. perfoliatus L.	2 эндокарпа	4 эндокарпа
P. praelongus Wulf.	1 эндокарп	
P. pusillus L.	То же	2 эндокарпа
Carex subgen. *Carex*	20 плодов	19 плодов
Carex subgen. *Vignea*	39 плодов	43 плода
Eleocharis palustris (L.) R. Br.	3 плода	2 плода
Sparganium hyperboreum Laest.	—	5 плодов
S. minimum Wallr.	2 плода	—

Р. Кама. В обнажении левого берега, в 1 км ниже устья р. Вишеры, в нижней части I надпойменной террасы залегают голубовато-серые иловатые алевриты мощностью 0.5 м с прослоями песка и тонкими линзочками растительной трухи. Отсюда выделены остатки следующих растений:

Bryales gen. indet.	Веточки
Selaginella selaginoides (L.) Link	1 мегаспора
Picea sp.	10 семян, обломки хвои
Pinus sp.	15 семян
Juniperus communis L.	1 семя
Nuphar lutea (L.) Smith	5 семян
Nymphaea alba L.	1 семя
N. candida J. Presl	4 семени
Batrachium sp.	11 плодов
Ranunculus lingua L.	6 плодов
R. repens L.	7 плодов
Thalictrum simplex L.	8 плодов
Humulus lupulus L.	3 эндокарпа
Urtica dioica L.	13 плодов
Alnus cf. *barbata* C. A. Mey.	15 плодов
A. incana (L.) Moench	2 плода
Betula alba L.	5 чешуй
B. humilis Schrank	2 плода
B. nana L.	6 плодов
Silene sp.	2 семени
Atriplex hastata L.	То же
Chenopodium album L.	4 семени
Ch. rubrum L.	2 семени
Polygonum lapathifolium L.	Более 100 плодов
P. viviparum L.	1 луковичка
Rumex maritimus L.	2 плода
Viola sp.	1 семя
Salix sp.	5 коробочек
Naumburgia thyrsiflora (L.) Reichenb.	2 семени
Comarum palustre L.	2 плода
Filipendula ulmaria (L.) Maxim.	7 семян
Fragaria vesca L.	1 семя
Padus avium Mill.	6 плодов, обломки
Potentilla sp.	4 плода
Rubus idaeus L.	Более 100 плодов
Cicuta virosa L.	2 семени

Menyanthes trifoliata L.	42 семени
Ajuga reptans L.	1 плод
Ballota cf. *nigra* L.	3 плода
Lycopus europaeus L.	1 плод
Mentha arvensis L.	То же
Stachys palustris L.	2 плода
S. sylvatica L.	1 плод
Linaria vulgaris Mill.	1 семя
Hippuris vulgaris L.	9 плодов
Carduus acanthoides L.	3 семени
Alisma plantago-aquatica L.	1 семя
Sagittaria sagittifolia L.	То же
Hydrocharis morsus-ranae L.	3 семени
Potamogeton alpinus Balb.	1 эндокарп
P. crispus L.	То же
P. filiformis Pers.	5 эндокарпов
P. lucens L.	1 эндокарп
P. natans L.	41 эндокарп
P. pectinatus L.	1 эндокарп
P. perfoliatus L.	2 эндокарпа
Zannichellia palustris L.	1 плод
Bolboschoenus maritimus L.	2 плода
Carex subgen. *Carex*	Более 100 плодов
Carex subgen. *Vignea*	17 плодов
Eleocharis palustris (L.) R. Br.	20 плодов
Scirpus sylvaticus L.	13 плодов
Sparganium emersum Rehm.	3 плода
S. minimum Wallr.	1 плод

Пос. Талица. Расположен на левом берегу р. Вишеры, в 10 км к северу от г. Красновишерска. Здесь в береговом обрыве сверху вниз вскрываются следующие слои (мощность, м):

1.	Почва	0.10—0.20
2.	Супесь светло-бурая, алевритистая	0.30—0.50
3.	Суглинок буровато-коричневый	1.00—1.20
4.	Суглинок серовато-коричневый, ожелезненный	1.00—1.50
5.	Глина синевато-серая, иловатая, с прослоями алеврита и песка. В нижней части встречены 4 прослоя растительной трухи в 1—3 см	5.00

Из слоя 5 взят образец, в котором обнаружены остатки следующих растений:

Bryales gen. indet.	Веточки
Selaginella selaginoides (L.) Link	3 мегаспоры
Picea sp.	Много обломков хвои
Larix sp.	2 брахибласта
Juniperus communis L.	1 семя
Batrachium sp.	5 плодов
Ranunculus repens L.	1 плод
Thalictrum simplex L.	8 плодов
Betula alba L.	2 плода, 4 чешуи
B. humilis Schrank	10 чешуй
B. nana L.	3 плода, 3 чешуи
Stellaria holostea L.	1 семя
S. media (L.) Vill.	То же
Chenopodium album L.	» »
Polygonum viviparum L.	12 луковичек
Viola sp.	27 семян
Salix sp.	1 обломок листа
Euphorbia esula L.	1 семя
Comarum palustre L.	10 плодов
Dryas octopetala L.	2 обломка листа
Potentilla sp.	2 плода
Myriophyllum verticillatum L.	4 плода
Hippuris vulgaris L.	5 плодов
Potamogeton filiformis Pers.	8 эндокарпов
P. perfoliatus L.	4 эндокарпа
P. pusillus L.	1 эндокарп
Carex subgen. *Carex*	6 плодов
Carex subgen. *Vignea*	Более 100 плодов
Sparganium hyperboreum Laest.	1 плод

П о с . В е р х н я я Ч е л в а. Скважина № 200 М, пробуренная на междуречье рек Косьвы и Яйвы (Северное Предуралье), вскрыла следующие слои (мощность, м):

1.	Глина желтовато-серая, сильно алевритистая, песчанистая	1.70
2.	Глина темно-буровато-серая	0.80
3.	Глина темно-синевато-серая, алевритистая, с тонкими линзочками торфа и мелким рассеянным детритом из тонкостенных раковин гастропод	0.40
4.	Глина светло-коричневая, тонкоалевритистая	0.80
5.	Глина серая, алевритистая с растительным детритом и раковинами остракод	0.20
6.	Глина светло-коричневая	1.10
7.	Глина серая, алевритистая с растительным детритом на плоскостях напластования. Встречаются крупные обломки древесины и отпечатки тонкостенных раковин пресноводных моллюсков	0.20
8.	Глина светло-коричневая, алевритистая. На глубине 10 м залегает прослой светло-буровато-серой глины с растительным детритом	1.00
9.	Песок коричневато-серый, мелкозернистый с редкими остатками растений и отпечатками тонкостенных раковин моллюсков на плоскостях напластования	0.70
10.	Песок светло-коричневато-серый, мелкозернистый, глинистый с растительным детритом	0.90
11.	Глина темно-серая, алевритистая, прослоями песчанистая. На глубине 12.5 м встречены остатки древесины	7.60

В образцах пород, взятых из слоев 7, 10, 11 (второй столбец — остатки растений из слоя 7, третий — из слоя 10, четвертый — из слоя 11) обнаружены остатки следующих растений:

Chara sp.	—	1 оогоний	—
Bryales gen. indet.	—	Веточки	—
Picea sp.	1 обломок чешуи	1 семя, обломки хвои	3 семени, обломки хвои
Larix sp.	—	—	1 брахибласт
Batrachium sp.	34 плода	20 плодов	—
Ranunculus reptans L.	—	1 плод	—
R. sceleratus L.	—	То же	—
Ranunculus sp.	—	—	2 плода
Chenopodium sp.	—	—	1 обломок семени
Polygonum sp.	—	—	1 плод
Viola sp.	—	1 семя	1 семя
Myriophyllum spicatum L.	13 плодов	16 плодов	—
M. verticillatum L.	—	—	2 плода
Hippuris vulgaris L.	3 плода	21 плод	То же
Alisma plantago-aquatica L.	2 семени	5 семян	—
Potamogeton filiformis Pers.	—	27 эндокарпов	3 эндокарпа
P. obtusifolius Mert. et Koch	8 эндокарпов	6 эндокарпов	—
P. perfoliatus L.	—	5 эндокарпов	12 эндокарпов
Carex subgen. *Carex*	—	15 плодов	—
Carex subgen. *Vignea*	—	14 плодов	—

Исследованные флоры — лесные, в них представлены виды родов *Picea*, *Abies*, *Larix* и *Pinus*, *Juniperus communis*, *Alnus incana*, *Betula alba*, *B. humilis*, *Salix*, *Rubus idaeus*, бо́льшая же часть составляющих их растений — травы луговые, болотные, водные. В одной из исследованных флор встречен вид, ныне более южный (*Alnus* cf. *barbata*), в других — виды, распространенные сейчас западнее и восточнее Урала (*Corispermum* cf. *orientale*, *Euphorbia esula*, *Ballota* cf. *nigra*, *Carduus acanthoides*). Во флоре Южной Кельтмы отмечен один вымерший вид (*Azolla interglacialis*).

В целом флоры Южной Кельтмы, Дутова, Камы, Талицы, Верхней Челвы воспроизводят таежную растительность, близкую к современной. Очень интересно присутствие в них таких видов, как *Selaginella selaginoides*, *Betula nana*, *Dryas octopetala*, *Potamogeton filiformis*. Все они входят во флористический

комплекс ледникового типа, широко распространенный в средней полосе европейской части СССР, а некоторые (*Selaginella*, *Betula nana*, *Potamogeton filiformis*) известны в миндельских флорах и на юге Русской равнины — в Прикаспии, на Маныче, Нижнем Дону, Нижнем Днепре. И хотя часть видов и ныне сохраняется на исследуемых территориях (или распространены недалеко от них), все они характеризуют прохладную и более влажную, чем ныне, эпоху. В миндель-рисских флорах западных областей Русской равнины распространены лесные хвойно-широколиственные формации с видами родов *Taxus*, *Quercus*, *Tilia*, *Carpinus*, *Acer*. Комплекс травянистых растений в них также богаче и содержит виды родов *Salvinia*, *Euryale*, *Brasenia*, *Trapa*. Но уже в центре Русской равнины такие типичные межледниковые флоры редки, а на востоке и в Предуралье по всему четвертичному разрезу обнаружены более бедные по составу флоры, в которых нет западных широколиственных древесных пород и характерных теплолюбивых трав. Таежные флоры Предуралья и Урала беднее и более похожи на флоры ледникового типа. Судя по имеющимся палеоботаническим данным, такие бедные лесные флоры сформировались к началу плейстоцена—минделю на Нижней Волге, Нижнем Дону, по Манычу и всему Прикаспию (Никитин, 1933; Дорофеев, 1956, 1958б, 1964). В центре Русской равнины они известны у г. Новохоперска (Никитин, Дорофеев, 1953) и у дер. Фотьяновки на Оке (Дорофеев, 1958а). Все эти флоры несомненно дорисские, так как они получены из отложений, залегающих под днепровской рисской мореной. В Прикаспии такие флоры свойственны так называемым сингильским слоям, относящимся к концу бакинского—началу хазарского ярусов, т. е. самому началу плейстоцена. Выше, в основных хазарских слоях Прикаспия, а также в аналогичных слоях юго-востока европейской части СССР во флорах уже нет специфических растений ледникового комплекса, нет и характерных теплолюбивых форм. Такие же в общем плане флоры найдены в раннечетвертичных отложениях Западной Сибири (Никитин, 1938, 1940). Возраст флор Южной Кельтмы, Дутова, Талицы, Верхней Челвы раннечетвертичный, флоры Камы — позднечетвертичный, определяемый по стратиграфическому положению вмещающей породы, по составу флор и отчасти по фаунистическим данным.

Ниже рассмотрим наиболее интересные виды указанных флор.

Alnus cf. *barbata* C. A. Mey. (см. рисунок. *1-3*, для сравнения даны плоды современного *A. barbata*, *4—7* — вклейка). Плоды 2.0—2.4×2.3—2.5 мм, плоские. Верхушка закруглена и увенчана двумя тонкими, часто обломанными столбиками 0.3—0.35 мм дл. Основание горизонтально срезано или выемчатое, рубчик полукруглый, смещенный на боковую сторону. Крылья широкие, кожистые, но тонкие, местами полупрозрачные. Поверхность темно-коричневая до черной, блестящая. Плоды близкого вида *A. glutinosa* (L.) Gaerth. очень разнообразны, но в целом крупнее, толще, особенно утолщена середина плода, крылья уже и толще. В плейстоцене на Русской равнине встречаются плоды и *A. barbata*, например в озерной толще г. Чекалина (Лихвина) на Оке в комплексе с видами родов *Euryale*, *Brasenia*. По листьям *Alnus* cf. *barbata* известен из верхнего сармата Нахичевани (Тахтаджян, Гохтуни, 1972). Современный *A. barbata* — дерево, иногда кустарник, обитающий на болотах, по берегам рек и в нижнем поясе гор. Распространен в Западном и Восточном Предкавказье, на Западном и Восточном Кавказе, в Черкесии, Западном, Центральном и Восточном Закавказье, а также в Талыше (Гроссгейм, 1949).

Corispermum cf. *orientale* Lam. (см. рисунок, *8*). Плоды 3.40—3.50×2.50—2.60 мм, обратнояйцевидные, слегка ложковидно вогнутые, измятые, довольно толстые, без каймы по краю. Верхушка закруглена, с двумя короткими коническими столбиками. Основание суженное и слегка выемчатое. Однолетник, обитающий преимущественно по пескам; распространен в Европе, на Кавказе, в Западной Сибири («Флора СССР», 1936). Для современной флоры Урала не указывается.

Ajuga reptans L. (см. рисунок, *9*, *10*). Плод 1.30—1.90 мм, овальный, слегка согнутый в оси. Спинка выпуклая, брюшко вогнутое, с большим отверстием, прикрытым овально-сердцевидной, толстоватой, с неровной поверхностью и бугорком в середине крышечкой. Стенки толстые, крепкие. Поверхность матовая, сплошь покрыта сеточкой жилок, образующих крупные ячейки правильной

формы. Многолетник, обитающий по лугам и склонам; распространен в Европе, на Кавказе, в Малой Азии и Иране («Флора северо-востока европейской части СССР», 1977). На западной стороне Урала обычен, за Урал не переходит (Говорухин, 1937).

Ballota cf. *nigra* L. (см. рисунок, *11—13*). Плоды 2.10—2.20×1.20—1.60 мм, обратнояйцевидные, угловатые, в общем плане равнобедренно-треугольные, сплюснутые. Спинка плоская, грани брюшка слегка вогнутые, разделенные тупым прямым ребром, не доходящим до широкого верхнего края плода на $^1/_4$ своей длины. Оболочка хрупкая, шероховатая, серо-коричневая. Под отслоившимся эпикарпом видны очень мелкие, округлые, беспорядочно расположенные клетки. Внутренняя поверхность черная, тусклая. От современных плодов ископаемые отличаются несколько большей величиной и более резкой угловатостью брюшной стороны. Многолетник, обитающий по сорным местам; распространен в Европе от Средиземноморья (заносное) до юга Скандинавии и доходит на востоке до Заволжья (очень редко), а также распространен на Кавказе и в Ближней Азии («Флора СССР», 1954). Для Урала ныне не указывается. В ископаемом состоянии известен из плейстоценовых отложений Нижней Волги, Ахтубы и Башкирии (Дорофеев, 1956; Колесникова, 1957).

Carduus acanthoides L. (см. рисунок, *14—15*). Плоды 3.10—3.65×1.20—1.30 мм, продолговатые, в оси согнутые, слабо сплюснутые, крупнее современных. Основание сужено и закруглено, верхушка чуть расширена и выпуклая, почти без коронки. Поверхность с характерным рисунком из слабозаметных поперек направленных и коротких морщинок. Многолетник, обитающий по заливным лугам; распространен в Европе (кроме севера) и на Северном Кавказе (Галушко, 1980). На восток доходит до Саратовской, Ульяновской и Куйбышевской областей (Маевский, 1954). Для современной флоры Урала не указывается.

ЛИТЕРАТУРА

Арктическая флора СССР / Под ред. А. И. Толмачева, т. 1. Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 102 с. — *Васильев В. Н.* Реликты и эндемы северо-западной Европы. — В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР, вып. 4. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 239—284. — *Галушко А. И.* Флора Северного Кавказа. Определитель, т. 3. Ростов-на-Дону: Изд-во Ростов. ун-та, 1980. 328 с. — *Говорухин В. С.* Флора Урала. Свердловск: Свердлгиз, 1937. 536 с. — *Гроссгейм А. А.* Определитель растений Кавказа. М.: Сов. наука, 1949. 747 с. — *Дорофеев П. И.* Плейстоценовые флоры Нижней Волги и Ахтубы. — Бот. журн., 1956, т. 41, № 6, с. 810—829. — *Дорофеев П. И.* О раннечетвертичной флоре у дер. Фотьяновки на Оке. — Бот. журн., 1958а, т. 43, № 7, с. 1034—1039. — *Дорофеев П. И.* Некоторые итоги изучения плейстоценовых флор юго-востока европейской части СССР. — Бюл. Комис. по изуч. четвертичн. периода, 1958б, № 22, с. 24—25. — *Дорофеев П. И.* Плейстоценовые флоры Северного Прикаспия. — В кн.: Вопросы геологии восточной окраины Русской платформы и Южного Урала, вып. 5 (Плиоцен и плейстоцен). Уфа: Изд-во БФАН СССР, 1960, с. 95—108. — *Дорофеев П. И.* О плейстоценовой флоре с. Вышгород на Днепре. — Бот. журн., 1964, т. 49, № 8, с. 1093—1100. — *Колесникова Т. Д.* Четвертичные флоры Башкирии. — Бот. журн., 1957, т. 42, № 6, с. 878—888. — *Маевский П. Ф.* Флора средней полосы европейской части СССР. М.; Л.: Сельхозгиз, 1954. 912 с.— *Никитин П. А.* Четвертичные флоры низового Поволжья. — Тр. Комис. по изуч. четвертичн. периода. 1933, т. 3, с. 65—121. — *Никитин П. А.* Четвертичные семенные флоры с низовьев р. Иртыша. — Тр. Биол. ин-та Томск. ун-та, 1938, т. 5, № 1, с. 143—180. — *Никитин П. А.* Четвертичные семенные флоры берегов р. Оби. — В кн.: Материалы по геологии Зап. Сибири, вып. 12 (54). Томск, 1940, с. 1—35. — *Никитин П. А., Дорофеев П. И.* Четвертичная флора района р. Новохоперска. — Бюл. Комис. по изуч. четвертичн. периода, 1953, № 17, с. 22—33. — *Тахтаджян А. Л., Гохтуни Н. Г.* Позднесарматские растения из нахичеванских соленосных отложений. — Бот. журн., 1972, т. 57, № 2, с. 247—250. — *Флора* северо-востока европейской части СССР / Под ред. А. И. Толмачева, т. 4. Л.: Наука, 1977. 312 с. — *Флора* СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936, т. 6. 956 с.; 1954, т. 21. 704 с.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 27 III 1984.

УДК 582.998 Бот. журн., т. 69, № 10

И. Г. Аревшатян

РОД *TARAXACUM* (*ASTERACEAE*) В АРМЯНСКОЙ ССР

I. G. AREVSCHATIAN. THE GENUS *TARAXACUM* (*ASTERACEAE*) IN THE ARMENIAN SSR

На основании анализа морфологических особенностей, а также данных кариологического и карполого-анатомического изучения на популяционном уровне установлено, что во флоре Армянской ССР представлены 6 видов рода *Taraxacum*: *T. serotinum*, *T. bessarabicum*, *T. stevenii*, *T. ceratophorum*, *T. officinale*, *T. montanum*.

Явление апомиксиса, присущее многим видам рода *Taraxacum* Wigg., делает этот род одним из сложнейших в таксономическом отношении. Апомиктическое размножение при неполной утрате способности к половому размножению, гибридизация и полиплоидия, высокая пластичность признаков апомиктических видов привели к чрезвычайному разнообразию форм. Именно такие формы являются объектами для описания микровидов, за счет которых общее число видов рода *Taraxacum* уже достигло 2000 и все еще продолжает расти. Среди видов, произрастающих в Армении, есть и апомикты, и амфимикты. В нашем исследовании и для тех, и для других мы употребляем термин «вид», так как по отношению к апомиктическим группировкам в «Международном кодексе ботанической номенклатуры» пока не принят соответствующий термин.

Целью настоящего исследования является уточнение видового состава рода на территории Армянской ССР. *Taraxacum* принадлежит к числу тех родов, виды которых невозможно разграничить четкими, стабильными признаками. Каждому из признаков свойственна широкая амплитуда изменчивости, поэтому для уточнения видового состава этого рода на территории Армянской ССР мы рассмотрели комплекс признаков с учетом амплитуды изменчивости каждого из них.

Материал для исследования собран во время экспедиций по Армянской ССР. С целью выявления пределов изменчивости диагностических признаков внутри популяций из разных флористических районов республики изучены растения 41 популяции из родства *T. officinale* Wigg., 21 — из родства *T. montanum* (C. A. Mey.) DC. и 11 — из родства *T. bessarabicum* (Hornem.) Hand.-Mazz. Для проверки степени константности диагностических признаков родства *T. officinale* и *T. montanum* растения из некоторых популяций (по 50 экземпляров из каждой) были высажены на экспериментальный участок отдела систематики и географии растений Института ботаники АН АрмССР. *T. officinale* выращивали также в лабораторных условиях.

Кроме собственных сборов, изучен материал гербариев Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE), институтов ботаники АН АрмССР (ERE), АН ГССР (TBI), АН АзССР (BAK), биологического факультета Ереванского государственного университета (ERCB), а также гербарные образцы, полученные из Женевы (G) и Иерусалима (HUI).

В систематических работах по этому роду (Handel-Mazzetti, 1907, 1923; Dahlstedt, 1921, 1928, 1930; Шишкин, 1964; Van Soest, 1975, 1977; Richards, Sell, 1976; Doll, 1976, 1977, 1982) в качестве секционных, подсекционных и видовых диагностических признаков большое значение придается окраске семянок и хохолка, длине и морфологическим особенностям частей семянок и листочков обертки, листьев, наличию или отсутствию пыльцы, окраске рыльца. Мы не можем согласиться с решающим значением некоторых из них. О ненадежности таких признаков, как окраска семянок, хохолка, длина семянок, наличие рожек на листочках обертки, форма и размеры листа, наличие или отсутствие пыльцы, окраска рыльца, свидетельствуют данные изучения морфологических особенностей на популяционном уровне, а также наблюдения над растениями, выращенными на экспериментальном участке и в лабораторных условиях. Например, на большом материале у таких видов, как *T. stevenii* DC., *T. bessarabicum*, *T. officinale*, *T. montanum*, наблюдаются все переходы в окраске семянок от соломенных до оранжевых, красноватых, красновато-бурых и бурых.

Изменчивостью окраски хохолка особенно выделяется *T. bessarabicum*. Теперь уже установлено, что те или иные морфологические особенности листа у видов данного рода зависят от многих факторов, между тем в систематических обработках они считаются одними из диагностических признаков. W. Curtis (1940), исследуя некоторые биотипы *Taraxacum*, в том числе видов родства *T. officinale*, выявил вариации листьев, зависящие от возраста растений, периода вегетации, экологических условий. Автор установил, что цельные или почти цельные листья образуются весной. Летом их заменяют надрезанные. В отличие от взрослых растений листья молодых растений лежачие, с правильными боковыми долями. Опыт с питательными веществами дал возможность заключить, что для появления надрезанных листьев необходимы азот и кальций. В тени растения образуют немногочисленные цельные листья, под солнцем — многочисленные и глубоко надрезанные. Влажность оказывает такое же влияние: растения, произрастающие в тени и в условиях насыщенности влагой, в течение 12 месяцев образовывали только цельные листья.

Наши наблюдения над отдельными растениями из родства *T. officinale* в природе и в лабораторных условиях, а также над растениями, пересаженными на экспериментальный участок, полностью подтвердили данные Curtis. Так, одно растение, позже гербаризированное (ERE, № 97 872), было пересажено в лабораторные условия с территории Ереванского ботанического сада, где оно росло в сухом месте без затенения. Его наружные листочки обертки и красноватые семянки с длинной пирамидкой соответствуют описанию *T. laevigatum*. Листья были надрезаны на мельчайшие боковые доли. После пересадки в лабораторные условия образовались цельные листья. Потомки этого растения вегетировали в лаборатории. На 1-м году жизни они образовали цельные листья, на 2-й год весною у них появились также цельные листья, которые позже сменились листьями, надрезанными на крупные, горизонтально направленные, супротивно расположенные доли. На 3-й год растения зацвели. Доли появившихся в этот период листьев постепенно принимали серповидную форму и теряли супротивное расположение. Между ними появились более мелкие дольки. Эти листья своим очертанием сильно отличаются от листьев предыдущих лет и не имеют никакого сходства с листьями материнского растения. Листочки обертки этих особей полуотогнутые, как у материнского растения, однако по крайней мере в 1-й год генерации они не только не имеют рожек, но лишены какого-либо мозолистого утолщения, в то время как листочки обертки материнского растения несут острые, крупные рожки. Красный цвет семянок сохранился, но их расширенная часть достигала всего 2.5 мм длины, в то время как у материнского растения — 4.0 мм.

Эти наблюдения позволили прийти к выводу, что в пределах вида *T. officinale* форма листьев, наличие или отсутствие рожек на листочках обертки, а также длина семянок зависят от экологических и возрастных факторов и не могут служить диагностическими признаками.

У видов рода *Taraxacum* пыльца может отсутствовать, изменяется также процент ее фертильности.

Наши наблюдения показали (Аревшатян, 1973), что диплоидные цитологические расы ($x=8$) изученных видов в основном характеризуются нормальной пыльцой, что же касается полиплоидных цитологических рас, то у них обычно наблюдаются различные отклонения. В то же время отмечен интересный факт образования нормальной пыльцы у триплоидных цитологических рас *T. officinale* ($2n=24$) — 100% фертильности у триплоидного образца (ERE, № 97 872).

Внутри одной популяции установлено разнообразие по фертильности пыльцы. У одного растения из трех одновременно собранных образцов *T. officinale* из окр. с. Арамус (ERE, № 97 874) пыльцевые зерна (нормальные и дегенерированные) образовались в массовом количестве, а у остальных двух (ERE, № 97 925, 118 187) пыльники оказались пустыми. Подобно этому две из совместно произрастающих на горе Арагац 12 особей *T. officinale* обильно продуцировали пыльцу (ERE, № 118 189), а у остальных (например, ERE, № 118 190, 97 870) пыльцевые зерна отсутствовали. На окраине с. Джрвеж собрано триплоидное растение *T. officinale*, у которого нормальные пыльце-

вые зерна составляли почти 100% (ERE, № 97 924). Вместе с ним был взят другой образец, у которого бо́льшая часть пыльцевых зерен была дегенерирована (ERE, № 118 188).

Варьирование по фертильности пыльцы мы наблюдали также у тетраплоидных цитологических рас *T. stevenii*, *T. montanum*. Зарегистрированы растения и со 100%-ной стерильной пыльцой, и с различной степенью варьирования фертильности, вплоть до 100% фертильных.

Все вышеизложенные факты привели нас к убеждению, что признаки пыльцы не могут служить основанием для разграничения видов рода *Taraxacum*.

Как уже отмечено, в Армении виды рода *Taraxacum* представлены как диплоидными 2n=16, так и полиплоидными 2n=24, 32, 40, 56, 80 хромосомными расами (Аревшатян, 1973). Широко известное из литературы явление анеуплоидии на нашем материале не обнаружено ни для одного вида. Самая высокая — декаплоидная раса 2n=80 (у *T. ceratophorum* (Ledeb.) DC.) известна пока только с территории Армянской ССР. При кариологическом изучении растений *T. bessarabicum*, *T. stevenii*, *T. ceratophorum*, *T. officinale*, *T. montanum*, собранных с территории Армянской ССР, мы столкнулись с интересным фактом варьирования спутничных хромосом, что выражается в изменении величины спутника и числа спутничных хромосом (Аревшатян, 1972).

Согласно нашим наблюдениям, плоидность отражается на габитусе растения. Большое варьирование морфологических признаков наблюдается у видов с внутривидовой полиплоидией — *T. bessarabicum*, *T. stevenii*, *T. montanum*, *T. officinale*. Тетраплоидные растения *T. officinale* пышнее триплоидных, рожки на листочках обертки крупнее. Пента- и гептаплоидные растения *T. montanum* отличаются от тетраплоидных более кожистыми листьями с сильным сероватым налетом. Диплоидные и тетраплоидные образцы *T. bessarabicum* также выявляют морфологическую специфичность. В отличие от других видов у *T. stevenii* корреляция между габитусом растения и уровнем плоидности не наблюдается. Наименее изменчив диплоидный вид *T. serotinum* (Waldst. et Kit.) Poir.

В результате изучения анатомического строения семянок выявлен ряд общих и отличительных признаков (Аревшатян, 1977). Представители рода *Taraxacum* имеют хорошо развитый околоплодник и немногослойную семенную кожуру, состоящую из сдавленных клеток. Различия между видами и изменчивость внутри вида связаны с характером механической ткани, со степенью развития ребер и гидроцитного аппарата.

Изучение макро- и микроморфологических особенностей многочисленных особей рода *Taraxacum* в гербарии, в природе и культуре показало, что для разграничения видов данного рода наиболее важное значение имеют строение семянок — шиповатость, резкий или постепенный переход между частями семянок (расширенной части, пирамидки и носика), положение наружных листочков обертки и в отдельных случаях — консистенция листа, а также строение перикарпия.

На основании разграничения по принятым нами диагностическим признакам на территории Армянской ССР мы признаем 6 видов рода *Taraxacum*: *T. serotinum*, *T. bessarabicum*, *T. stevenii*, *T. ceratophorum*, *T. officinale*, *T. montanum*.

Из существующих систем рода (Handel-Mazzetti, 1907, 1923; Dahlstedt, 1921, 1928, 1930; Шишкин, 1964; Van Soest, 1975, 1977; Richards, Sell, 1976; Doll, 1982) мы придерживаемся наиболее обоснованной, на наш взгляд, системы H. Handel-Mazzetti, где принимается во внимание тот значительный размах изменчивости, который мы имели возможность наблюдать на нашем материале.

Ниже приводим ключ для определения принятых нами видов и краткий их обзор.

1. Расширенная часть семянок в верхней трети гладкая или усажена редкими шипами, ниже — гладкая . . . . 2.
— Расширенная часть семянок в верхней трети густо усажена шипами, ниже — бугорчатая, реже — гладкая . . . . 4.

2. Наружные листочки обертки шире внутренних или равны им. Растения альпийских лугов и ковров . . . . 3. *T. stevenii*.
— Наружные листочки обертки у́же внутренних . . . . 3.
3. Корзинки в верхней части 25.0 мм в диам. Листья кожистые, по краю с хрящеватыми зубцами. Механические элементы в перикарпии отделены многочисленными паренхиматическими клетками . . . 1. *T. serotinum*.
— Корзинки в верхней части 10.0—20.0 мм в диам. Листья травянистые, без хрящеватых зубцов. Механические элементы в перикарпии сильно сближены и местами сливаются друг с другом . . .2. *T. bessarabicum*.
4. Наружные листочки обертки 4—5-рядные. Цветочные стрелки часто разветвленные. Растения с сизым налетом . . . . . . 6. *T. montanum*.
— Наружные листочки обертки 2—3-рядные. Цветочные стрелки не бывают разветвленными. Растения лишены сизого налета . . . . 5.
5. Семянки в расширенной части 1.5—2.0 мм шир., пирамидка и носик толстые. Механические элементы в перикарпии сильно сближены и местами сливаются друг с другом . . . . 4. *T. ceratophorum*.
— Расширенная часть семянки 1.0—1.2 мм шир., пирамидка и носик тонкие. Механические элементы в перикарпии отделены многочисленными паренхиматическими клетками . . . . 5. *T. officinale*.

Распространение по Армении указано по следующим флористическим районам (Тахтаджян, 1954): В. Ахур. (Верин Ахурянский), Шир. (Ширакский), Араг. (Арагацский), Лори (Лорийский), Иджев. (Иджевано-Шамшадинский), Апар. (Апаранский), Севан (Севанский), Гег. (Гегамский), Ерев. (Ереванский), Дар. (Дарелегисский), Занг. (Зангезурский), Мегри (Мегринский).

Секция *Rhodotricha* Hand.-Mazz.

1. *T. serotinum* (Waldst. et Kit.) Poir. 1816, in Lam., Encycl. Méth. Bot. Suppl. 4 : 420.

Описан из Венгрии (ВР). 2n=16.

Распространение: Шир., Севан. Средиземноморско-понтический элемент.

2. *T. bessarabicum* (Hornem.) Hand.-Mazz. 1907, Monogr. Tarax.: 26. — *T. fulvipile* Harv. 1859, in Harv. et Sonder, Fl. Cap. 3 : 527. — *T. oliganthum* Schott et Kotschy ex Hand.-Mazz. 1907, l. c. : 32. — *T. stenolepium* Hand.-Mazz. 1907, l. c. : 121. — *T. daralagezicum* Schischk. 1964, Фл. СССР, 29 : 745, 534. — *T. vardenium* Doll, 1977, Feddes Repert. 88, 4 : 261.

Typus: «Hab. in Bessarabia, ex horto Vindobonensis sub hoc nomine, Hornemann, 1815» (W.). 2n=16, 32.

Распространение: все районы Армянской ССР. Плюрирегиональный элемент.

Вид сильно варьирует по ряду морфологических признаков — размеры и степень шиповатости семянок, окраска семянок и хохолка, окраска и ширина листочков обертки, консистенция листа. Среди внутривидового разнообразия морфологически выделяются две крайние группы. У одних растений семянки в верхней трети совершенно гладкие или имеют немногочисленные шипики, переходы отдельных частей семянок совершенно незаметны. У другой группы растений семянки более шиповатые и с относительно ясными переходами отдельных их частей. Однако многочисленные промежуточные формы между отмеченными крайними стирают их грани и затрудняют разграничение мелких видов.

Образец «АрмССР, Гукасянский район, с. Гюллиджа, 2000 м над ур. м., 2 IX 1953, Э. Габриэлян» (ERE, № 97 903), присланный нами Doll, был определен им как *T. kotschyi* V. Soest. Мы его рассматриваем в пределах *T. bessarabicum*.

Секция *Orientalia* Hand.-Mazz.

3. *T. stevenii* DC. 1838, Prodr. 7, 1 : 149. — *T. crepidiforme* DC. 1838, l. c. : 149. — *T. litwinowii* Schischk. 1934, в Гроссг., Фл. Кавк. 4 : 250. — *T. steveniiforme* Doll, 1976, Feddes Repert. 87, 7—8 : 470.

Т у р u s: «In summa alpe Schahdagh. Junio. Steven» (G). 2n=16, 32.

Р а с п р о с т р а н е н и е: В. Ахур., Шир., Араг., Лори, Иджев., Апар., Севан, Гег., Дар., Занг., Мегри. Ирано-туранский элемент.

Секция *Taraxacum*

4. *T. ceratophorum* (Ledeb.) DC. 1838, Prodr. 7, 1 : 146. — *T. confusum* Schischk. 1934, в Гроссг., Фл. Кавк. 4 : 251. — *T. glabratum* Doll, 1977, Feddes Repert. 88, 4 : 257. — *T. papposum* Doll, 1977, l. c. : 259.

Т у р u s: «Hab. in Kamtschatka, Majo, Junio. Ledeb.» (LE). 2n=80.

Р а с п р о с т р а н е н и е: Иджев., Апар., Гег., Занг. Голарктический элемент.

5. *T. officinale* Wigg. 1780, Primit. Fl. Holsat. : 56. — *T. laevigatum* (Willd.) DC. 1813, Catal. Hort. Monsp. : 149. — *T. praticola* Schischk. 1934, в Гроссг., Фл. Кавк. 4 : 245. — *T. armeniacum* Schischk. 1934, l. c. : 245. — *T. macrolepium* Schischk. 1934, l. c. : 249. — *T. grossheimii* Schischk. 1934, l. c. : 250. — *T. schelkovnikovii* Schischk. 1934, l. c. : 251. — *T. megricum* Tzvel. 1966, Новости сист. высш. раст. : 233. — *T. bezidum* Doll, 1976, Feddes Repert. 87, 7—8 : 450. — *T. cachkadzorum* Doll, 1976, l. c. : 453. — *T. ečmiadzinum* Doll, 1976, l. c. : 457. — *T. rizaense* Doll subsp. *jerevanum* Doll, 1976, l. c. : 466. — *T. siheaniforme* Doll, 1976, l. c. : 467. — *T. calocephaloides* Doll, 1977, Feddes Repert. 88, 4 : 260. — *T. pseudogracilens* Doll, 1977, l. c. : 260.

Т у р u s: «Hab. in Europa Pascuis» (LINN). 2n=24, 32.

Р а с п р о с т р а н е н и е: во всех районах Армянской ССР. Плюрирегиональный элемент.

Из ближайшего родства данного вида для Армении приводится ряд видов, установление видовых границ которых обычно практически невозможно из-за большого полиморфизма и множества переходных форм. Для установления более константных признаков и пределов их изменчивости мы, как отмечено выше, тщательно исследовали 41 популяцию. Были собраны растения из классических местонахождений тех видов этого родства, которые описаны из Армении. Среди изученного материала выделяются две крайние морфологические группы, в которых наблюдается некоторая корреляция между окраской семянок, строением наружных листочков обертки и карполого-анатомическими особенностями (Аревшатян, 1977). У растений одной группы наружные листочки обертки отогнутые, семянки бурые, светло-бурые, красновато-бурые. Анатомические исследования показали, что на поперечном срезе семянок поверхность ребер складчатая. Паренхиматические клетки в перикарпии округлые. У растений другой группы наружные листочки обертки направлены вверх или полуотогнутые, семянки красноватые или оранжево-красноватые, реже бурые. На поперечном срезе семянок поверхность ребер сглаженная. Паренхиматические клетки в перикарпии вытянуты в радиальном направлении.

Эти две крайние формы нельзя считать вполне сформированными. Наличие многочисленных промежуточных форм свидетельствует о низкой степени их морфологической дифференциации и продолжающемся формообразовании внутри апомиктического *T. officinale*.

T. pseudonigricans Hand.-Mazz., который приводился для Армении (Шишкин, 1954; Тахтаджян, Федоров, 1972), мы не обнаружили ни в одном из Гербариев (LE, ERE, TBI, BAK). Очевидно, Б. К. Шишкин имел в виду экземпляр И. Ф. Хоциатовского «Растения Эриванской и Елизаветпольской губерний. Окр. оз. Гокчи. 1897 или 1896» (LE), условно выделенный Handel-Mazzetti как *T. pseudonigricans*. Эти растения, а также образцы, позднее определенные как *T. pseudonigricans*, мы относим к *T. officinale*.

Образец «Хосровский заповедник, окр. развалин села Мангюк, дубовый лес, 2000 м над ур. м., 27 VI 1968, Т. Попова», присланный нами Doll, был определен им как *T. behzudicum* Soest. Мы его рассматриваем в пределах *T. officinale*.

Секция *Spuria* (DC.) Hand.-Mazz.

6. *T. montanum* (C. A. Mey.) DC. 1838, Prodr. 7, 1 : 145. — *T. syriacum* Boiss. 1856, Diagn. Pl. Or., ser. 2, 3 : 96.

Typus: «In cacumine montis Beschbarmak. (Alt. 110 hexap.) C. A. Mey.» (LE). 2n=32, 40, 56.

Распространение: во всех районах Армянской ССР. Ирано-туранский элемент.

Этот вид является единственным в пределах рода, у которого цветочные стрелки разветвлены и несут чешуевидные листья. Но этот признак не всегда выражен, и в таких случаях определение приводит к *T. syriacum*. Эти виды различаются также степенью рассеченности листьев, густотой сероватого налета, соотношением длины и ширины наружных листочков обертки. На большом гербарном материале можно наблюдать все переходные формы отмеченных признаков. При пересадке на экспериментальный участок растения этого вида лишились сероватого налета и опушения. Основываясь на этом, мы рассматриваем *T. syriacum* в качестве синонима *T. montanum*.

Среди наших сборов имеются растения, близкие к *T. montanum* наличием крупных семянок, многорядных листочков обертки, но они лишены сероватого налета и опушения (ERE № 188 181—188 187). Такие растения скорее всего являются гибридами между *T. officinale* и *T. montanum*.

ЛИТЕРАТУРА

Аревшатян И. Г. О *Taraxacum stevenii* DC. — Нов. сист. высш. раст., 1971, т. 8, с. 260—261. — *Аревшатян И. Г.* О варьировании спутничных хромосом в роде *Taraxacum* Wigg. — В кн.: Тез. докл. респ. конф. молод. научн. сотр. по бот., физиол. и биохим. раст., посв. 50-летию СССР. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1972, с. 10—11. — *Аревшатян И. Г.* Числа хромосом и размеры пыльцевых зерен видов рода *Taraxacum* Wigg., произрастающих в Армянской ССР. — Биол. журн. Армении, 1973, т. 26, № 3, с. 38—43. — *Аревшатян И. Г.* Карполого-анатомическое исследование армянских представителей рода *Taraxacum* Wigg. — Биол. журн. Армении, 1977, т. 30, № 8, с. 60—65. — *Шишкин Б. К.* Род *Taraxacum* L. — Одуванчик. — В кн.: *Гроссгейм А. А.* Флора Кавказа, т. 4. Баку: Азерб. отд. Закавк. фил. АН СССР, 1934, с. 245—251. — *Шишкин Б. К.* Род Одуванчик — *Taraxacum* Wigg. — В кн.: Флора СССР, т. 29. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1964, с. 405—560. — *Тахтаджян А. Л.* Флора Армении, т. 1. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1954, с. 1—289. — *Тахтаджян А. Л., Федоров Ан. А.* Флора Еревана, изд. 2-е. Л.: Наука, 1972, с. 305—306. — *Цвелев Н. Н.* Два новых вида рода *Taraxacum* Wigg. флоры СССР. — Нов. сист. высш. раст., 1966, т. 3, с. 232—235. — *Curtis W.* The structure and development of some apomicts of *Taraxacum*. — Kew Bul., 1940, vol. 1, N 1, p. 1—29. — *Dahlstedt H.* De svenska arterna av släktet *Taraxacum*. — Acta Fl. Suec., 1921, Bd 1, N 1, p. 1—160. — *Dahlstedt H.* De svenska arterna av släktet *Taraxacum*. — Kungl. Svensk. Vet. Akad. Handl., 1928, Bd 6, N 3, p. 1—66. — *Dahlstedt H.* De svenska arterna av släktet *Taraxacum*. — Kungl. Svensk. Vet. Akad. Handl., 1930, Bd 9, N 2, p. 1—99. — *Doll R.* Zur Kenntnis der *Taraxacum* — Flora des Kaukasus.-Fed. Repert., 1976, Bd 87, Hf 7—8, S. 449—473. — *Doll R.* Neue Taraxacum-Sippen aus dem Kaukasus. — Fed. Repert., 1977, Bd 88, Hf 4, S. 257—264. — *Doll R.* Grundeiß der Evolution der Gattung *Taraxacum* Zinn. — Fed. Repert., 1982, Bd 93, Hf 7—8, S. 481—624. — *Handel-Mazzetti H.* Monographie der Gattung *Taraxacum*. Leipzig; Wien, 1907. 178 S. — *Handel-Mazzetti H.* Nachträge zur Monographie der Gattung *Taraxacum*. — Österr. Bot. Zeitschr., 1923, t. 6—8, S. 254—275. — *Richards A., Sell P.* *Taraxacum* Weber. — In: Flora of Europaea, vol. 4. Cambridge, 1976, p. 332—343. — *Soest J. van.* *Taraxacum* Wiggers. — In: Flora of Turkey, vol. 5. Edinburgh, 1975, p. 788—812. — *Soest J. van.* *Taraxacum* Wiggers. — In: Flora Iranica, vol. 122. Wien, 1977, p. 223—284.

Институт ботаники АН АрмССР,
Ереван.

Получено 15 III 1983.

УДК 582.738 Бот. журн., т. 69, № 10

Г. П. Яковлев, О. А. Связева

О ВИДАХ СЕКЦИИ *CHRYSOCHAMAECYTISUS* РОДА *CHAMAECYTISUS* (*FABACEAE*)

G. P. YAKOVLEV, O. A. SVYAZEVA. ON THE SPECIES OF THE SECTION *CHRYSOCHAMAECYTISUS* OF THE GENUS *CHAMAECYTISUS* (*FABACEAE*)

Многочисленные виды, относящиеся к секции *Chrysochamaecytisus* рода *Chamaecytisus*, являются экотипами и должны быть объединены в один таксон. Приоритетным названием для него следует считать *Chamaecytisus hirsutus*.

Согласно мнению ряда современных легуминистов, к которому мы присоединяемся, большинство отечественных ракитников следует относить к роду *Chamaecytisus* Link. Н. Н. Цвелев (1980) распределяет виды рода *Chamaecytisus*, обитающие в СССР, по четырем установленным им секциям: *Chamaecytisus* (7 видов), *Chrysochamaecytisus* Tzvel. (12 видов), *Erythrochamaecytisus* Tzvel. (1 вид) и *Leucochamaecytisus* Tzvel. (2 вида).

Объем первой секции практически совпадает с объемом таксона неопределенного ранга, установленного в роде *Cytisus* L. и названного В. И. Кречетовичем (1940) циклом *Aulonix* (Rafin.) V. Krecz., объем второй — с циклом *Diaxulon* (Rafin.) V. Krecz. того же рода.

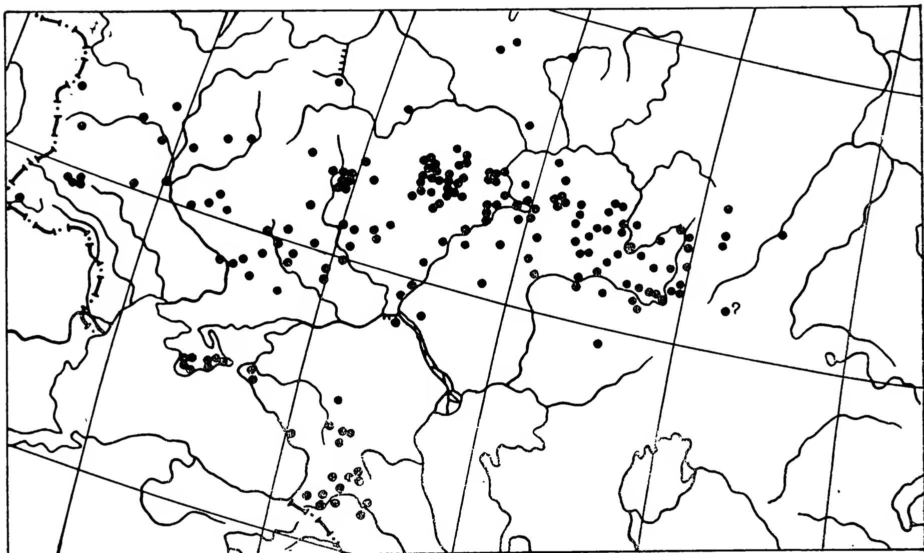
В данном сообщении мы остановимся на взаимоотношениях видов последней группы. Идея его написания возникла у авторов в процессе подготовки материалов для очередного тома «Атласа ареалов деревьев и кустарников СССР». Конкретной же причиной, побудившей обратить особое внимание на секцию *Chrysochamaecytisus*, явились разноречивые суждения специалистов (Кречетович, 1940, 1945; Алексеев, 1968; Frodin, Heywood, 1968; Gibbs, 1969; Zielinski, 1975; Кузманов, 1976; Beldie, 1977; Цвелев, 1980; Дронова, 1983) и выявившиеся реальные трудности разграничения ее видов, с которыми мы столкнулись.

Поскольку для большинства отечественных ботаников более привычны и знакомы названия ракитников, принятые во «Флоре СССР» (Кречетович, 1945), авторы статьи считают полезным использовать в дискуссионной части именно их.

Систематика ракитников СССР детально освещена Кречетовичем в двух его публикациях (Кречетович, 1940, 1945). «Виды» Кречетовича мелки по объему и различаются между собой главным образом степенью опушенности различных частей растений, наличием или отсутствием пятна при основании флага, некоторыми особенностями жизненной формы и способностью растений чернеть при сушке.

У Цвелева понимание видов в целом близко к пониманию Кречетовича. Они оба отмечают, что известны многочисленные переходы между видами и весь комплекс русских ракитников весьма полиморфен. «Нам представляется очень вероятным... происхождение всего полиморфного комплекса *C. ruthenicus*, — пишет Цвелев (1980: с. 170), — в результате интрогрессивной гибридизации 3 близких видов: северного *C. zingeri*, западного *C. ratisbonensis* и южного *C. borystenicus*».

Насколько можно судить по публикации, Цвелев имел дело преимущественно с гербарными материалами, и поэтому не лишено интереса иное мнение, основанное на весьма детальных наблюдениях в природе. Оно принадлежит Ю. Е. Алексееву и высказано им в специальной работе, опубликованной в 1968 г. (с. 175). Один из выводов Алексеева звучит следующим образом: «По нашему мнению, ракитники Восточной Европы охарактеризованы В. И. Кречетовичем очень нечетко. Примененный им морфолого-географический метод использован тенденциозно, без должного таксономического анализа биологических и морфологических признаков». Далее Алексеев пишет: «на основе полу-


Рис. 1. Ареал экотипа I (=*Chamaecytisus ruthenicus*).

ченных данных мы заключаем, что..., по-видимому, у нас встречается один вид ракитника (из цикла *Diaxulon*. — *Г. Я.*), ...который обладает сложно проявляющейся клинальной эколого-морфологической изменчивостью в степени опушения различных органов, в форме листочков, количестве цветков в зонтике... и в других признаках».

Еще более определенны высказывания С. П. Дроновой, сделанные ею на Всесоюзной конференции по теоретическим основам интродукции растений (Дронова, 1983). В тезисах доклада буквально сказано следующее: «*Cytisus ruthenicus*... широко распространен на песках Нижнего Дона. В популяциях этого вида встречаются две формы, отличающиеся между собой по ряду морфологических черт. Некоторые авторы рассматривают их как самостоятельные таксономические единицы: *Cytisus ruthenicus* и *C. borystenicus*. Однако разграничить эти виды на массовом материале трудно. Растения двух форм..., нередко поселяющиеся в нескольких метрах друг от друга, всегда приурочены к субстрату различной подвижности. Одна форма встречается на наиболее подвижных барханных песках, другая — на песках, движущихся лишь в поверхностном слое. У растений первой формы при денудации главный корень спирально скручивается, приближая куст к поверхности субстрата; при повышении уровня песка из погребенных пазушных почек развиваются наружные корни, скорость роста побегов увеличивается, и растение обгоняет засыпающий его песок. Другая форма не обладает подобными приспособлениями, на барханных песках она поселяется только после того, как эти пески под влиянием зарастания псаммофитами-пионерами ослабят свое движение. При выращивании растений двух форм *C. ruthenicus* в одинаковых условиях... различия по морфологическим признакам и способности побегов к укоренению у них сохранились. Следовательно, в пределах одной панмиктической популяции вида, занимающей гетерогенную среду, сосуществуют 2 экотипа» (Дронова, 1983 : 140).

Мы сознательно воспроизвели ряд обширных цитат, поскольку мнение лиц, изучавших ракитники в природе, определено достаточно четко. Речь несомненно идет о различных экотипах, которые либо встречаются вместе в пределах единой популяции, либо в тех или иных районах преобладают, имитируя нечеткие морфолого-географические расы, принимаемые многими систематиками за виды. В этом, с одной стороны, убеждает анализ материалов, приведенных в различных европейских и азиатских флорах и монографиях (Кречетович, 1945; Frodin, Heywood, 1968; Gibbs, 1969; Zielinski, 1975; Кузманов, 1976;

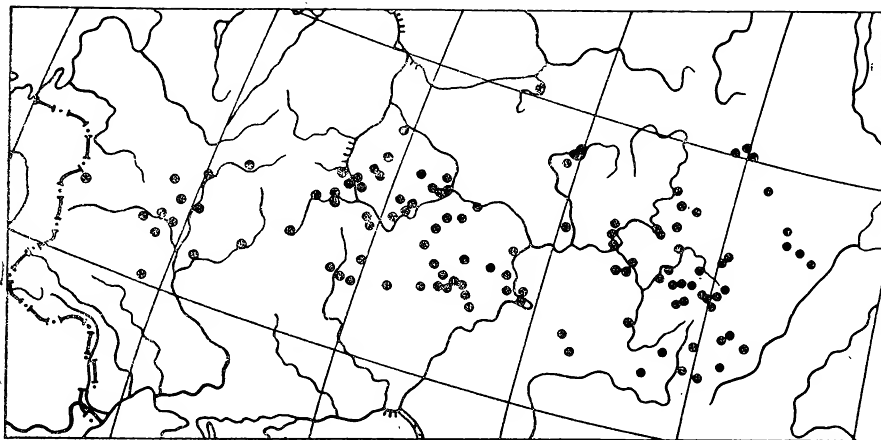


Рис. 2. Ареал экотипа II (=*Chamaecytisus zingeri*).

Beldie, 1977), и с другой — анализ карт распространения[1] отечественных видов ракитника (рис. 1—5). Наиболее обычен экотип (в подписи к рисункам — экотип I), называемый во «Флоре СССР» *Cytisus ruthenicus*, он приурочен по преимуществу к степным и лесостепным участкам, но сосуществует в северной лесной части ареала в единых популяциях с другим, слабоопушенным и обычно чернеющим при сушке экотипом, известным под названием *C. zingeri* (экотип II). Последний, однако, предпочитает заселять сухие светлые боровые участки и боровые пустоши. Помимо двух экотипов, в районах их совместного произрастания встречаются промежуточные формы (гибриды?), названные Кречетовичем (1940) *C.×ssyreiszczikovii* V. Krecz.

На Кавказе типичный *C. ruthenicus* редок. Здесь преобладают другие экотипы. Это, во-первых, обитающий в горных лесах экотип, аналогичный северному *C. zingeri* (сходное опушение, растения при сушке обычно чернеют и т. п.), иногда называемый систематиками *C. caucasicus* Grossh. Во-вторых, по открытым местам лесного пояса поселяется густоопушенная (в молодых частях) форма, считающаяся особым видом *C. hirsutissimus*. C. Koch (экотип III). В своем крайнем распространении на юг эта форма достигает Артвинского округа в Турции, но фигурирует во флоре последней уже под названием *Chamaecytisus hirsutus* (L.) Link (Gibbs, 1969).

Здесь же на Кавказе и в горном Крыму встречаются два экотипа, обитающих между скалами и на каменистых участках вдоль верхней границы леса и выше ее. Эти растения замечательны низким ростом, стелющимися и затем приподнимающимися побегами, а также опушенным сверху по спинке флагом. Отечественные систематики полагают, что это два самостоятельных вида (*C. wulffii* и *C. polytrichus*) — экотип IV и V соответственно.

Естественно, что эти же два «вида» найдены и в ряде других горных районов юго-восточной Европы и Турции (Frodin, Heywood, 1968; Gibbs, 1969; Кузманов, 1976; Beldie, 1977), но разные авторы приписывают им различный ранг.[2]

При должной настойчивости удается выделить еще ряд экотипов, которые при стремлении к видотворчеству могут быть описаны как самостоятельные таксоны.

В частности, с Кавказа Р. М. Середин (1976) недавно описал *Cytisus ponomarjovii* Seredin (экотипы VI), который отличается от *C. caucasicus* «более вы-

---

[1] Карты распространения ракитников СССР составлены нами главным образом по материалам, хранящимся в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР. Эти материалы включают ряд типовых образцов и, что очень важно, содержат многочисленные пометки Кречетовича.

[2] Европейские авторы помещают *C. wulffii* и *C. polytrichus* либо в синонимы *C. hirsutus* L. (=*Chamaecytisus hirsutus*), либо считают их подвидами последнего, реже признают видовую самостоятельность.

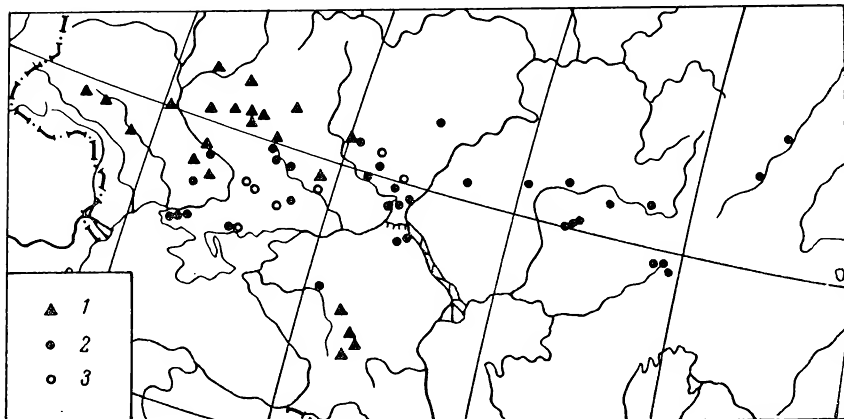


Рис. 3. Ареалы экотипов.

1 — VIII (=*Chamaecytisus lindemannii*), *2* — VII (=*Ch. borysthenicus*), *3* — переходных форм между ними.

сокими стеблями, густым сизым опушением ветвей, чашечек и плодов и буро-пятнистой окраской семян» (с. 193).

Несколько новых «видов» с Кавказа наметила в гербарии БИН АН СССР О. Н. Дубовик (экотипы XII и XIII).

Все эти виды-экотипы нередко встречаются совместно, и нет разумеется достаточных оснований сохранять или признавать за ними ранг самостоятельных таксонов.

В центральной, юго-восточной и отчасти южной частях ареала видов цикла *Diaxulon* совместно с экотипом, обозначаемым как *C. ruthenicus*, встречаются и иногда количественно даже преобладают экотипы, характеризующиеся опушенным флагом. Один из них (описан как *C. borysthenicus*, на наших картах — экотип VII) поселяется, согласно Дроновой (1983), рядом с *C. ruthenicus*, занимая участки незакрепленных песков. Другой «опушенный» экотип (*C. lindemannii*) (экотип VIII) поселяется «...главным образом на сохранившихся остатках степной целины...» (Кречетович, 1940). Параллельно «чистым» экотипам здесь же обитают промежуточные формы, одна из которых названа Кречетовичем *C. czerniaevii* V. Krecz.

В Центральной Европе мы встречаем главным образом экотип, замечательный незначительной (до 60 см) высотой растений, с простертыми и приподни-

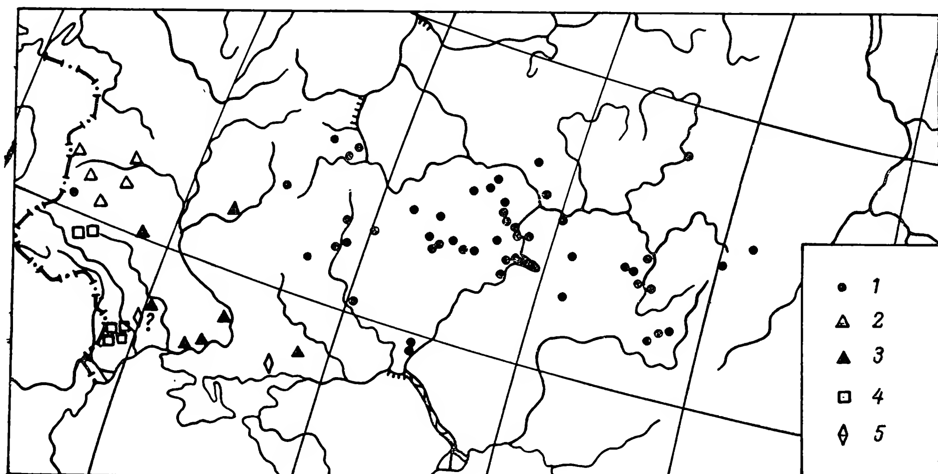


Рис. 4. Ареалы.

1 — переходных форм между экотипами I и II (—*Cytisus* ×*ssyreiszczikovii*); *2* — экотипа IX (=*Chamaecytisus ratisbonensis*); *3* — переходных форм между экотипами I и IX; *4* — экотипа X (=*Ch. paczoskii*); *5* — экотипа XI (=*Ch. kreczetoviczii*).

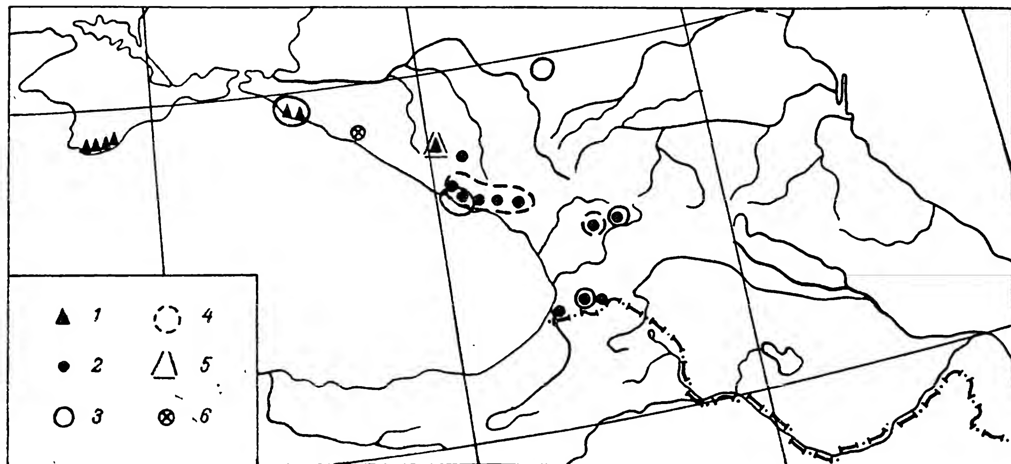


Рис. 5. Ареалы экотипов.

1 — IV (=*Ch. wulffii*), *2* — III (=*Ch. hirsutissimus*), *3* — XII, *4* — XIII, *5* — V (=*Ch. polytrichus*), *6* — VI (=*Cytisus ponomarjovii*).

мающимися ветвями и оранжевым пятном при основании голого флага (*C. ratisbonensis*) (экотип IX).

Судя по данным «Flora Polska» (Kostrakiewicz, 1959), это растение светлых хвойных песчаных боров, поднимающееся иногда до 1000 м над ур. м. Одновременно в тех же районах Польши (!), но уже по осветленным безлесным склонам либо среди кустарников обитает *C. ruthenicus* (высотой до 180 см; Zielinski, 1975).

В юго-западном углу ареала комплекса видов цикла *Diaxulon*, т. е. на территории Молдавии, юго-западных районов Украины, Румынии, Болгарии и на территории западной Турции, растения становятся, как правило, обильно опушенными, но характер опушения варьирует так же, как варьируют и их высота, наличие или отсутствие пятна при основании флага. Экотипы, обитающие здесь, отличаются друг от друга комбинацией указанных признаков и нередко выделяются в особые виды, зачастую растущие бок о бок.

Известна также серия переходных форм, часть из которых описана в качестве самостоятельных видов, например *C. paczoskii* и *C. kreczetoviczii* (соответственно экотипы X и XI). Особенно много переходных форм на территории Молдавии, юго-западной, западной и северо-западной Украины. Прослеживаются промежуточные формы между *C. hirsutus* и *C. ratisbonensis*; *C. ratisbonensis* и *C. ruthenicus*; *C. lindemannii* и *C. hirsutus* и т. д., поэтому возможности описания новых «видов» еще не исчерпаны.

Таким образом, на основе изложенных фактов мы предлагаем принять уже неоднократно высказываемые мнения о том, что многочисленные виды, объединявшиеся Кречетовичем в цикл *Diaxulon* рода *Cytisus* или ныне Цвелевым в секцию *Chrysochamaecytisus* рода *Chamaecytisus*, должны быть объединены в один полиморфный вид, включающий множество экотипов.

Самое раннее название для этого вида дано К. Линнеем — *Cytisus hirsutus* L. Его следует использовать в тех случаях, когда признается род *Cytisus* в его традиционном широком объеме. В случае принятия более узкого объема рода приоритетна комбинация *Chamaecytisus hirsutus* (L.) Link. Авторы статьи склонны, как сказано выше, следовать последнему мнению.

Chamaecytisus hirsutus (L.) Link, 1831, Handb. 2 : 155. — *Cytisus hirsutus* L. 1753, Sp. Pl. : 739.

Syn.: *Ch. glaber* (L. fil.) Rothm. (=*Cytisus elongatus* Waldtst. et Kit.); *Ch. zingeri* (Nenuk. ex Litv.) Klásková (=*Cytisus zingeri* Nenuk. ex Litv.); *Ch. ruthenicus* (Fisch. ex Wołoszcz.) Klásková (=*Cytisus ruthenicus* Fisch. ex Wołoszcz.); *Ch. borysthenicus* (Grun.) Klásková (=*Cytisus borysthenicus* Grun.); *Ch. ratisbo-*

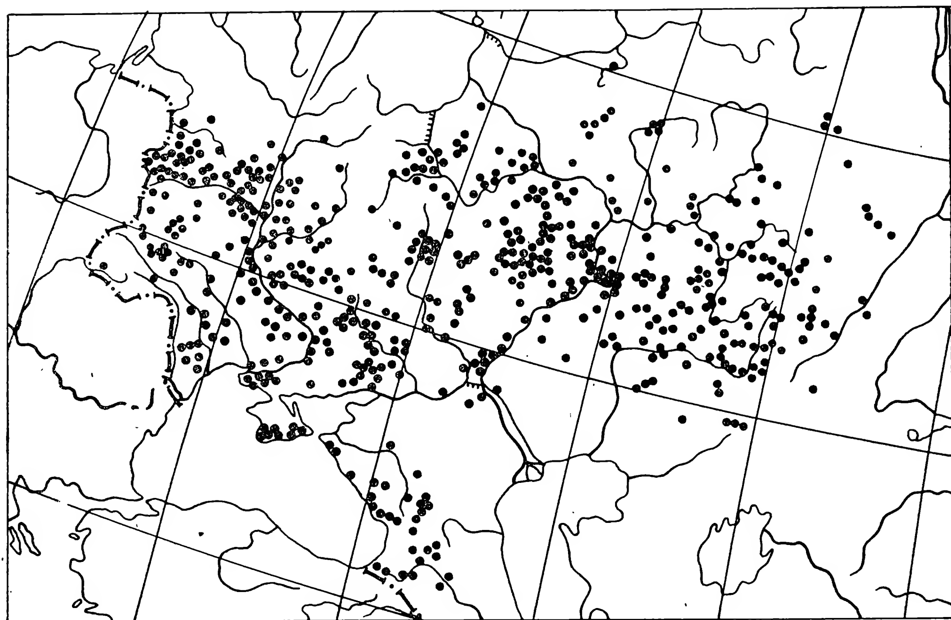


Рис. 6. Ареал *Chamaecytisus hirsutus*.

nensis (Schaeff.) Rothm. (=*Cytisus ratisbonensis* Schaeff.); *Ch. kreczetoviczii* (Wissjul.) Holub (=*Cytisus kreczetoviczii* Wissjul.); *Ch. lindemannii* (V. Krecz.) Kláskova (=*Cytisus lindemannii* V. Krecz.); *Ch. paczoskii* (V. Krecz.) Klásková (=*Cytisus paczoskii* V. Krecz.); *Ch. leiocarpus* (A. Kerner) Rothm.; *Ch. ciliatus* (Wahlenb.) Rothm.; *Ch. wulffii* (V. Krecz.) Klásková (=*Cytisus wulffii* V. Krecz.); *Ch. polytrichus* (Bieb.) Rothm. (=*Cytisus polytrichus* Bieb.); *Cytisus pumilus* De Not.; *C. leucotrichus* Schur; *C. biflorus* L'Hér., *C. ponomarjovii* Seredin, *C. czerniaevii* V. Krecz., *C.*×*ssyreiszczikovii* V. Krecz.

Обобщенная карта распространения вида представлена на рис. 6.

J. Zielinski (1975), рассматривая ракитники Польши, предложил считать растущие там таксоны обсуждавшейся группы в качестве двух подвидов: *Chamaecytisus ratisbonensis* subsp. *ratisbonensis* и subsp. *ruthenicus* (Fisch. ex Wołoszcz.) Zielinski. Теоретически мы могли бы использовать этот подход и дать, основываясь главным образом на морфологическом критерии, серию подвидов или иных внутривидовых таксонов, дифференцировав таким образом внутривидовой объем *Ch. hirsutus*. Однако будучи убежденными в существовании лишь одного вида, мы поставили задачу охарактеризовать его внутривидовую структуру комплексно на основе морфолого-географического, кариологического и хемосистематического анализов. Лишь после этого появится возможность создания объективной внутривидовой системы таксонов.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев Ю. Е. Среднерусские ракитники цикла *Diaxulon* (Raf.) Krecz. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1968, т. 78, вып. 3, с. 91—96. — *Дронова С. П.* Внутрипопуляционная изменчивость *Cytisus ruthenicus* Fisch. ex Wołoszcz. — Тез. докл. Всес. конф. по теоретич. основам интродукции раст., М., 1983. 140 с. — *Кречетович В. И.* Ракитники восточной Европы. — Бот. журн., 1940, т. 25, № 3, с. 252—264. — *Кречетович В. И.* Род Ракитник — *Cytisus* L. — В кн.: Флора СССР, т. 11. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1945, с. 75—92. — *Кузманов Б. Chamaecytisus* Link. — В кн.: Д. Иорданов (ред.). Флора НРБ. София, 1976, т. 6, с. 74—119. — *Середин Р. М.* Новый вид рода *Cytisus* L. из Западного Закавказья. — Нов. сист. высш. раст., 1976, т. 13, с. 192—193. — *Цвелев Н. Н.* О некоторых видах родов дрок (*Genista* L.) и ракитник (*Cytisus* L.) европейской части СССР. — Нов. сист. высш. раст., 1980, т. 17, с. 164—173. — *Beldie A. Cytisus* L. — In: Fl. Romanei. Determinator ilustrat al plantelor vasculare, Bucuresti, 1977, vol. 1, p. 279—289. — *Gibbs E. Chamaecytisus* Link. — In: P. H. Davis (ed.). Flora of Turkey. Edinburgh, 1969, vol. 3, p. 78—93. — *Frodin D. G., Heywood V. H. Chamaecy-*

tisus Link. — In: Flora Europaea. Cambridge, 1968, vol. 2, p. 90—93. — *Kostrakiewicz K. Cytisus* L. — In: Szafer W., Pawłowskij B. (ed.). Flora Polska. Warszawa, 1959, t. 8, p. 22—30. — *Zielinski J.* Rodzaj *Cytisus* L. s. l. w Polsce. — Arbor. Kornickie, 1975, vol. XX, p. 47—111.

Ленинградский химико-фармацевтический институт,
Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 27 XII 1983.

УДК 581.9 : 551.781.4 (571.61) Бот. журн., т. 69, № 10

В. В. Федотов

КРИТИЧЕСКИЙ ПЕРЕСМОТР СИСТЕМАТИЧЕСКОГО СОСТАВА ЭОЦЕНОВОЙ ФЛОРЫ РАЙЧИХИ (АМУРСКАЯ ОБЛАСТЬ)

V. V. FEDOTOV. A CRITICAL REVISION OF THE SYSTEMATIC COMPOSITION OF THE EOCENE RAITCHIHA FLORA (AMUR REGION)

В результате пересмотра состава флоры переопределено систематическое положение 29 видов, подвергнута сомнению правомерность определения 11 видов. Подтверждены ранее сделанные автором выводы о мезофильном широколистном облике флоры и о влиянии тихоокеанского муссона на климат в районе ее существования.

В 1941 г. в Амурской обл., на водоразделе рек Кивды, Тюкана и Райчихи, в песчано-глинистой толще райчихинской свиты (ранее относимой к кивдинской свите) были собраны остатки растений райчихинской флоры (Криштофович, 1946, 1952; Байковская, 1950). Эта флора рассматривалась в качестве особого этапа в развитии третичных флор Дальнего Востока и Северной Азии и привлекла пристальное внимание многих исследователей. А. Н. Криштофович и Т. Н. Байковская описали 46 видов растений и еще ряд форм не установленной систематической принадлежности. Биологический (эколого-морфологический) тип флоры был определен как узколистный и несколько ксероморфный. Время существования в соответствии с мнением Байковской определялось палеоценом.

Постепенно, по мере накопления новых данных, представление о флоре меняется. Е. Д. Заклинская (Финько, Заклинская, 1958) переопределила время существования флоры как средне- или позднеэоценовое, что принимается и ныне. Появились новые ихнофитологические коллекции, собранные А. М. Нарышкиной, М. А. Ахметьевым и В. В. Федотовым. Байковская считает необходимым заметить: «Пока эта флора, конечно, вследствие фрагментарности образцов, изучена недостаточно, и списки как Криштофовича, так и Байковской нужно считать скорее предварительными, указывающими более на отличие этой флоры от цагаянской, чем сами по себе характеризующими этот новый тип растительности, так как многие определения провизорны и могут быть изменены» (Криштофович, Байковская, 1966 : 195).

Для установления систематического состава райчихинской флоры автор в 1966—1976 гг. собрал около 2 тыс. образцов с остатками или отпечатками растений. В результате их исследования было обнаружено 79 видов, новых для флоры Райчихи, 31 из них и 1 род — новые для науки. Пересмотр систематического состава флоры (Федотов, 1983), выполненный на основе изучения опубликованных материалов Байковской (1950) и Криштофовича (1952) и их коллекций, хранящихся в Музее ЦНИГР в Ленинграде (колл. №№ 6540, 7157), а также некоторых материалов автора (Федотов, 1975а, б), свидетельствует в пользу сделанного им ранее заключения, что это была мезофильная широколиственная флора со значительным числом вечнозеленых покрытосеменных и участием хвойных видов растений (Федотов, 1975а, 1981).

В связи с широким обсуждением (Синицын, 1965, 1967; Тахтаджян, 1966, 1970; Вахрамеев, 1966; Вахрамеев и др., 1970, и др.) места райчихинской флоры среди других палеогеновых флор, ее ботанико-географического положения и кли-

Определение видов по данным Криштофовича (1952), Байковской (1950), Федотова (1975а, б)	Определения видов, принятые в данной работе, и отдельные замечания
По Криштофовичу (колл. № 7157)	
Asplenium coloradense Knowlt. (табл. 1, фиг. 1, обр. 3; фиг. 2, обр. 1, 2; обр. 5, 6)	*Asplenium*? *coloradense* Knowlt.
Asplenium sp. (обр. 7)	*Pteris*? sp.
Anemia amurensis Krysht. (табл. 1, фиг. 3, обр. 8; фиг. 4, обр. 9)	*Sphenopteris* cf. *eocenica* Ettingsh.
Anemia sp. (обр. 10)	Фрагмент листа плохой сохранности, вероятно, *Regnellidium* cf. *amurense* Fedotov, возможно, *Ginkgo*
Cyperacites sp. (обр. 11, 12)	*Cyperacites* cf. *tricarinatus* Velen.
Myrica speciosa Ung. (табл. 1, фиг. 5, обр. 13)	Неопределимый фрагмент листа плохой сохранности (возможно, *Anacardiaceae*)
Populus sp. (обр. 24)	*Populus*? sp.
Alnus sp. (обр. 25)	Неопределимый фрагмент листа плохой сохранности
Quercus cf. *olafsenii* Heer (обр. 26)	Фрагмент листа плохой сохранности
Quercus amurensis Krysht. (обр. 27, 27а)	По мнению И. А Ильинской (1982), эти листья скорее принадлежат роду *Castanopsis*
Ficus cf. *planicostata* Lesq. (табл. 1, фиг. 6, обр. 30)	*Ficus* sp.
Negundo amurensis Krysht. (табл. 1, фиг. 7, обр. 31)	Неопределимый фрагмент листа плохой сохранности
Ziziphus matutina Krysht. (табл. 1, фиг. 6, обр. 33, голотип; фиг. 10, обр. 34 и др.)	*Urticaceae*
Ziziphus tillifolia (Ung.) (табл. 2, фиг. 4, обр. 45)	*Urticaceae*
Ziziphus minuta Knowlt. (обр. 44)	Неопределимый фрагмент листа, ошибочно описан в составе райчихинской флоры (образец, очевидно, происходит из отложений цагаянской свиты)
По Байковской (1950) (колл. № 6540)	
Acrostichum? sp. (обр. 1)	*Myrtophyllum* cf. *amurense* Fedotov
Salvinia sp. (обр. 2)	*Salvinia preauriculata* Berry
Potamogeton sp. (обр. 3)	Неопределимый фрагмент листа (возможно, *Peltandra*)
Arundo pseudogoeppertii Berry (кроме образцов, изображенных в табл. 1, фиг. 1, обр. 4, 44)	Черешки листьев *Nelumbo*
Cyperites cf. *tricarinatus* Velen. (табл. 1, фиг. 2, обр. 6; фиг. 3, обр. 5, обр. 47а, 48)	*Cyperacites* cf. *tricarinatus* Velen.
Magnolia amurensis Imch. (=*M. gigantea* Baik.) (табл. 2, фиг. 2, обр. 16, 50, 51)	*Anacardiaceae*
Salix angusta (A. Br.) Heer (табл. 1, фиг. 4, обр. 7)	Не *Salix*
Salix media (A. Br.) Heer (табл. 1, фиг. 5, обр. 8)	Фрагмент листа плохой сохранности, *Leguminosites* (возможно, *Leguminosites* sp. 1 или *Dicotylophyllum* sp. 4, Федотов, 1983)
Myrica cf. *rigida* Lesq. (табл. 1, фиг. 6, обр. 9)	Не *Myrica*
Myrica sp. (табл. 1, фиг. 7, обр. 10)	Неопределимый фрагмент листа плохой сохранности
Populus balsamoides Goepp. (табл. 1, фиг. 8, обр. 11, 11а)	*Populus*? sp.
Juglans sp. (табл. 1, фиг. 9, обр. 12, 12а)	Фрагмент листа плохой сохранности, *Leguminosites* (вероятно, *Leguminosites rajczichensis* Fedotov (Федотов, 1983)
Nelumbo protoluteum Berry (табл. 2, фиг. 1, обр. 14)	*Nelumbo protospeciosa* Sap.
Lindera venusta Lesq. (табл. 1, фиг. 11, обр. 17)	*Lindera rajczichensis* Fedotov (Федотов, 1983)
Malapoenna praecursoria (Lesq.) Knowlt. (табл. 2, фиг. 5, обр. 19)	Неопределимый фрагмент листа плохой сохранности
Cercidiphyllum ellipticum (Newb.) R. W. Brown (табл. 1, фиг. 12, обр. 20)	То же
Platanus cf. *aceroides* Goepp. (табл. 3, фиг. 1, обр. 21, 21а)	*Platanus platanifolia* Knobloch var. *latifolia* (Knowlt.) Kutuzk.

Определение видов по данным Криштофовича (1952), Байковской (1950), Федотова (1975а, б)	Определения видов, принятые в данной работе, и отдельные замечания
Gymnocladus mandschurica Baik. (табл. 3, фиг. 2, обр. 22)	Фрагмент листа плохой сохранности, *Leguminosites*, не *Gymnocladus*
Cotinus ellipticus Baik. (табл. 3, фиг. 12, обр. 27)	Фрагмент листа плохой сохранности, *Leguminosites* (возможно, *Leguminosites rajczichensis* Fedotov (Федотов, 1983)
Acer sp. (с. 374)	Фрагмент листа плохой сохранности, возможно *Vitis*
Paliurus sp. (обр. 28)	Фрагмент листа плохой сохранности, *Ziziphus rajtschichensis* Fedotov
Ziziphus matutina Krysht. (табл. 3, фиг. 4, обр. 29; фиг. 15, обр. 30; фиг. 16, обр. 31)	*Urticaceae*
Rhamnus cf. *rectinervis* Heer (табл. 2, фиг. 7, обр. 32; фиг. 6, обр. 33)	*Gouania grubovii* Fedotov
Hovenia thunbergii (Nath.) Baik. (табл. 4, фиг. 1, обр. 4; фиг. 2, обр. 35, обр. 58—64)	*Urticaceae*
Actinidia nathorstii Baik. (табл. 4, фиг. 4, обр. 36, 65)	Неопределимые фрагменты листьев плохой сохранности
Cornus sp. (обр. 37, 47б)	Фрагмент листа *Gouania grubovii* Fedotov плохой сохранности
П о Ф е д о т о в у (1975а)	
Lindera venusta Lesq. (табл. 7, фиг. 3, 4)	*Lindera rajczichensis* Fedotov (Федотов, 1983)
Cinnamomum miocenum Morita (табл. 8, фиг. 1)	*Neolitsea rajczichensis* Fedotov (Федотов, 1983)
Cinnamomum sp. (табл. 7, фиг. 5, 6)	*Neolitsea rajczichensis* Fedotov (Федотов, 1983)
Machilus ubensis (табл. 9, фиг. 15)	Не *Machilus*
Diospyros ubensis Huz. et Takah. (табл. 9, фиг. 5—8)	*Calycithes*
Diospyros sp. (табл. 9, фиг. 3, 4, 14а)	»
Dodonaea burejensis Fedotov (табл. 9, фиг. 9—12, 14б)	Не *Dodonaea*
П о Ф е д о т о в у (1975б)	
Nitophyllites zaisanica Iljinskaja ex Fedotov (рис. 2)	*Peltandra zaisanica* (Jljinskaja ex Fedotov) Fedotov comb. nov.[1]

[1] *Nitophyllites zaisanica* Iljinskaja ex Fedotov (Федотов, 1975б, Палеонтол. журн., 1 : 134, рис. 2; Ильинская, 1963, Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 8, вып. 4 : 174; табл. 1, фиг. 1, 1а, 1б; табл. 2, фиг. 1, 1а, 1б (без типа).

матических условий времени ее произрастания представляет интерес публикация сделанных нами изменений систематического состава флоры (см. таблицу).

Систематическое положение остатков растений, описанных Байковской как *Salix angusta* и *Myrica* cf. *rigida*, нам неясно. Мы установили только то, что они не относятся к названным видам. Под названием *Salix angusta* описаны зубчатые листья, но известно, что листья этого вида цельные. Экземпляр, приведенный под названием *Myrica* cf. *rigida*, имеет вильчато разветвленные вторичные жилки, одна из веточек заканчивается краспедодромно, другая соединяется с вышележащей вторичной жилкой брохидодромно, т. е. характер вторичных жилок не соответствует описанию этого экземпляра, сделанному Байковской, а также диагнозу *M. rigida*.

В ходе пересмотра обнаружено, что допущенные погрешности в определении состава флоры и ее эколого-морфологического облика в значительной мере связаны с плохой сохранностью и неполнотой сборов ископаемого материала.

Результаты пересмотра систематического состава флоры согласуются со сделанным ранее заключением о том, что флора Райчихи представляла особый тип среди известных палеогеновых флор Дальнего Востока. Ее эколого-морфологические особенности и систематический состав довольно полно охарактеризованы нами (Федотов, 1981, 1983). Эта флора совместно с флорами Овада и Кабато из эоцена о. Хоккайдо (Япония) входила в особый фитохорион (возможно, в ранге провинции) в теплоумеренной части Восточноазиатской третичной области. Существование последней предполагалось А. Л. Тахтаджяном (1966, 1970). Вместе с тем внесены существенные коррективы в представление о кли-

матических условиях существования флоры Райчихи. Территория Зейско-Буреинской равнины во время существования флоры (средний-поздний эоцен) не входила в состав какой-либо засушливой области (средиземноморской или центрально-азиатской), как предполагал В. М. Синицын (1967). Она, по-видимому, подвергалась действию влажного тихоокеанского муссона.

ЛИТЕРАТУРА

Байковская Т. Н. Палеоценовая флора Зее-Буреинской равнины. — В кн.: Вопросы палеонтологии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1950, т. 1, с. 348—381. — *Вахрамеев В. А.* Ботанико-географическая зональность в геологическом прошлом и эволюция растительного мира. — Палеонтол. журн, 1966, № 1, с. 6—18. — *Вахрамеев В. А., Добрускина И. А., Мейен С. В.* и др. Палеозойские и мезозойские флоры Евразии и фитогеография этого времени. — Тр. ГИН АН СССР, 1970, вып. 208. 427 с. — *Ильинская И. А.* Ископаемая флора горы Киин-Кериш Зайсанского бассейна. Ч. II. — Тр. Бот. ин-та АН СССР, 1963, сер. 8, вып. 4. 174 с. — *Ильинская И. А.* *Quercus amurensis* Krysht. — В кн.: Ископаемые цветковые растения СССР. Л.: Наука, 1982, т. 2, с. 107—108. — *Криштофович А. Н.* К истории третичного периода Дальнего Востока. — Мат. ВСЕГЕИ, общ. сер., 1946, сб. 7, с. 67—76. — *Криштофович А. Н.* Флора Райчихи — новое звено третичной флоры на Дальнем Востоке. — Бот. журн., 1952, т. 37, № 3, с. 318—331. — *Криштофович А. Н., Байковская Т. Н.* Верхнемеловая флора цагаяна в Амурской области. — В кн.: Избранные труды. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1966, т. 3, с. 184—320. — *Синицын В. М.* Древние климаты Евразии, ч. 1. Палеоген и неоген. Л.: Изд-во ЛГУ, 1965. 167 с. — *Синицын В. М.* Введение в палеоклиматологию. Л.: Недра, 1967. 232 с. — *Тахтаджян А. Л.* Основные фитохории позднего мела и палеоцена на территории СССР и сопредельных стран. — Бот. журн., 1966, т. 51, № 9, с. 1213—1217. — *Тахтаджян А. Л.* Происхождение и расселение цветковых растений. Л.: Наука, 1970. 176 с. — *Федотов В. В.* Новые данные по райчихинской флоре Зее-Буреинской равнины. — ДАН СССР, 1973, т. 212, № 1, с. 177—180. — *Федотов В. В.* О некоторых теплолюбивых представителях эоценовой флоры Райчихи Амурской области. — В кн.: Материалы по палеоботанике и стратиграфии континентальных отложений советского Дальнего Востока. Владивосток: 1975а, с. 36—48. — *Федотов В. В.* О систематическом положении рода *Nitophyllites* Iljinskaja. — Палеонтол. журн., 1975б, № 1, с. 133—136. — *Федотов В. В.* О флоре Райчихи из эоцена Амурской области. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 2, с. 187—196. — *Федотов В. В.* Эоценовая флора Райчихи в Амурской области. Деп. в ВИНИТИ, № 2774-83 Деп. от 23 мая 1983, ч. 1. 237 с.; ч. 2. 110 с. — *Финько В. И., Заклинская Е. Д.* К вопросу о стратиграфии рыхлых отложений Зейско-Буреинской депрессии. — Изв. АН СССР, сер. геолог., 1958, № 2, с. 25—43.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 12 V 1983.

УДК 581.526.3 (470.47)

Бот. журн., т. 69, № 10

А. Р. Гринталь

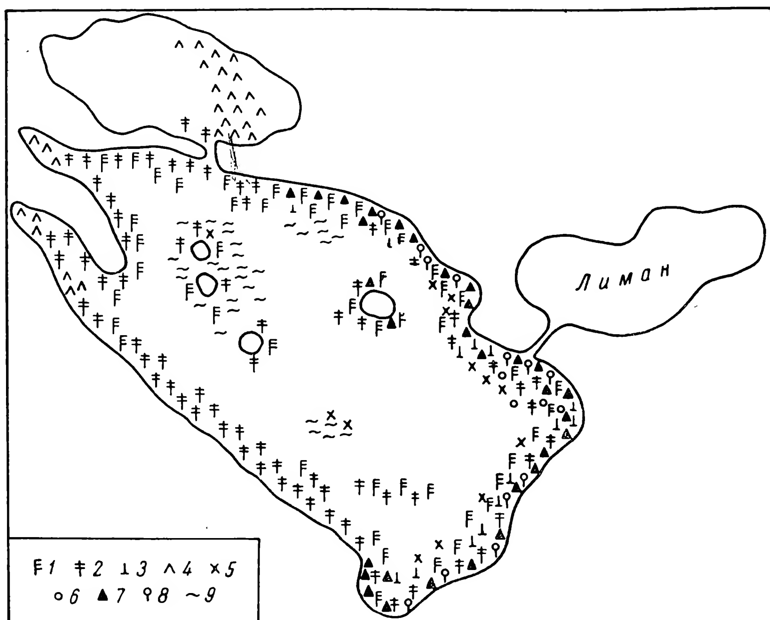
ПРИБРЕЖНО-ВОДНЫЕ РАСТЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ВОДОЕМОВ КАЛМЫЦКОЙ АССР

A. R. GRINTAL. RIPARIAN-ACQUATIC PLANTS OF SOME WATER BASINS IN KALMYK ASSR

Рассмотрены результаты флористических исследований оз. Деед-Хулсун и небольших водоемов: Нугра, Саваргун и Амта-Бургуста. Приведен список видов высших водных растений.

На территории Калмыцкой АССР встречается довольно много небольших по площади и неглубоких озер, пресных, либо соленых, заселенных различными макрофитами. В июне 1982 г. мы проводили наблюдения на оз. Деед-Хулсун и на водоемах Нугра, Саваргун и Амта-Бургуста.

Оз. Деед-Хулсун расположено в 75 км к востоку от г. Элисты в Яшкульском р-не. Его акватория вытянута с северо-запада на юго-восток (см. рисунок). Площадь озера около 22 км^2, берега низкие, пологие. Средняя глубина составляет 1—1.5 м (максимальная 2—2.5). Вода в нем несколько засолена. По данным анализа, проведенного в Научно-исследовательской лаборатории по опре-



Распределение высших водных и прибрежно-водных растений на оз. Деед-Хулсун.

1 — Phragmites australis, 2 — Typha angustifolia, 3 — Scirpus lacustris, 4 — S. kasachstanicus, 5 — Myriophyllum spicatum, 6 — Potamogeton lucens, 7 — P. pectinatus, 8 — Batrachium rionii, 9 — Ceratophyllum submersum.

делению солености, соленость воды в июне была 5 ppm, прозрачность воды — 30—40 см, температура воды в июне — 20—22 °C. Дно илисто-песчаное, вязкое. Источником питания озера являются атмосферные осадки и сбросовые воды с поливных земель, вследствие чего уровень воды в озере летом изменяется. Так, например, за 2 недели июня в результате сильного испарения уровень воды в озере понизился на 10 см. Стока озеро не имеет. Есть шлюз, который открывается по мере надобности, и дамба, отделяющая водоем от заливных лугов.

На озере имеется несколько небольших островов, на которых гнездятся водоплавающие птицы (колонии чаек, бакланов, лысух и др.). Площадь островов составляет от 700 до 4000 м².

О высших водных растениях исследованных водоемов почти нет литературных данных, за исключением работы П. П. Бегучева (1928), в которой он приводит для оз. Деед-Хулсун названия 5 ассоциаций растений, сменяющих друг друга по мере удаления от берега: Phragmites communis (=P. australis), Agropyron repens var. pseudocaesium, Artemisia maritima salina, Obione verrucifera, Suaeda maritima.

Состав флоры оз. Деед-Хулсун находится в зависимости от изменения уровня воды в течение вегетационного сезона и степени ее засоления. Весной, когда вода наполняет водоем (через шлюз в восточной части озера), многие растения (*Juncus compressus*, *Salicornia europaea*, *Suaeda altissima*, *Petrosimonia oppositifolia* и др.) оказываются в зоне затопления. Летом вследствие испарения уровень воды постепенно понижается и часть растений (*Bolboschoenus maritimus*, *Alisma lanceolatum* и др.) оказывается на суше.

Зарастание озера происходит неравномерно. Наиболее заросшими являются западная и юго-западная части водоема. На восточном берегу водная и прибрежная растительность также довольно хорошо развита. Меньше всего растений на северном берегу. Заросшая часть озера составляет около 25—30% его площади.

Вдоль северного и северо-восточного берегов озера на глубине 0.2—0.8 м доминируют сообщества *Phragmites australis* и *Typha angustifolia*. В некоторых местах они прерываются, и на участках свободной воды на глубине 0—0.4 м развиваются сообщества *Batrachium rionii* и *Potamogeton pectinatus*. Высота

стеблей *Phragmites australis* в сообществах тростника составляет 2.5—3 м, проективное покрытие достигает 70%. Сообщества *Typha angustifolia* встречаются пятнами на глубине 0.5—0.8 м, иногда совместно с сообществами *Phragmites australis*. На глубине 0.7—0.8 м хорошо заметны фрагменты ассоциаций Scirpus lacustris. Среди куртин камыша изредка встречаются рдесты — *Potamogeton perfoliatus* и *P. lucens*. На глубине 0.5 м растет *Myriophyllum spicatum*, на глубине 0.2—0.3 м — *Zannichellia palustris* и *Z. pedunculata*. Вдоль берега на глубине 0.2—0.4 м в большом количестве отмечены *Batrachium rionii* и *Potamogeton pectinatus*, которые во время наших исследований обильно цвели и плодоносили. На берегу вблизи воды встречаются отдельные экземпляры *Alisma lanceolatum*, *Bolboschoenus maritimus*, *Juncus compressus*.

На юго-восточном берегу прибрежно-водные заросли образованы *Typha angustifolia* и *Phragmites australis*, среди которых на глубине 0.5—0.8 м иногда можно встретить *Scirpus lacustris*. На глубине 0.1—0.4 м растут *Batrachium rionii*, *Potamogeton pectinatus*, *P. perfoliatus*, *P. crispus*, глубже — *Myriophyllum spicatum*.

Вдоль юго-западного берега на глубине 0.4—0.6 м распространены заросли *Typha angustifolia*, образующего простые одновидовые и одноярусные сообщества. Кое-где среди них встречаются небольшие участки тростниковых ассоциаций либо сообщества *Scirpus kasachstanicus*. На глубине 0.2—0.5 м развиты *Potamogeton pectinatus* и *P. perfoliatus*. Реже встречаются *Myriophyllum spicatum*, *Ceratophyllum submersum*, зеленая водоросль *Enteromorpha intestinalis*.

Ближе к середине озера на значительном удалении от юго-западного берега водное пространство занято погруженными растениями. Здесь на глубине 1—1.2 м встречается довольно много *Ceratophyllum pentacanthum*, образующего ассоциации Ceratophylletum purum и Ceratophylletum myriophyllosum. На глубине 1—1.5 м развиты сообщества тростника — Phragmitetum purum и Phragmitetum ceratophyllosum, разбросанные фрагментами.

Вокруг островов, расположенных в различных местах оз. Деед-Хулсун, в воде растут *Phragmites australis*, *Typha angustifolia*, *Potamogeton pectinatus*, *P. crispus*, реже — *Myriophyllum spicatum*, а также зеленая водоросль *Enteromorpha intestinalis*.

Вблизи оз. Деед-Хулсун на расстоянии примерно 1 км к северо-востоку находится лиман, отделенный от озера узкой протокой. Площадь его составляет около 0.5 км^2. Вода в лимане сильно засолена (соленость, по данным лаборатории НИЛОС, достигает 27 ppm). Берег топкий, с белыми пятнами солончаков. Вдоль берега в воде, кроме зеленой нитчатой водоросли *Cladophora fracta*, другие растения не обнаружены. Вблизи воды на берегу растут *Salsola australis*, *Suaeda altissima*, *Salicornia europaea*, *Tamarix ramosissima*.

Небольшие водоемы Саваргун и Нугра (площадью около 2 км^2 каждый) расположены на северо-западе Калмыцкой АССР в Приозерном р-не, на расстоянии соответственно 88 и 126 км от г. Элисты по дороге на г. Волгоград.

Флора водоема Саваргун не отличается большим разнообразием. Береговая линия его слабо изрезана, берега низкие. Вода слегка солоноватая, дно вязкое, грунт глинисто-песчаный с черным илом. Максимальная глубина около 2.5 м. Вдоль берега в воде и у воды растут *Bolboschoenus maritimus*, *Scirpus lacustris*, изредка встречаются *Phragmites australis*, *Alisma lanceolatum*, на берегу отмечены *Tamarix ramosissima*, *Halimione pedunculata*, *Rumex marschallianus*, а также *Salsola australis* и *Salicornia europaea*. На середине озера в воде на глубине 0.5—0.7 м хорошо заметны несколько фрагментов ассоциаций тростника. Зарастает озеро слабо.

Водоем Нугра имеет вытянутую с северо-запада на юго-восток акваторию. Береговая линия слабо изрезана, берега в некоторых местах возвышенные, глубина около 2 м. Вода в озере довольно прозрачная, грунт песчаный, плотный. Водоем зарастает очень слабо, растительностью покрыто не более 2—3% акватории. Вдоль большей части берега озера на глубине 0.4—0.5 м распространены заросли *Phragmites australis* и *Typha angustifolia*. Высота стеблей тростника составляет 3—3.5 м. В воде мы не нашли погруженных растений. На берегу вблизи воды росли *Juncus compressus*, *J. bufonius*, *Halimione pedunculata*,

Состав флоры водоемов Деед-Хулсун, Саваргун, Нугра и Амта-Бургуста

Растение	Оз. Деед-Хулсун: северо-восточный берег	Оз. Деед-Хулсун: юго-восточный берег	Оз. Деед-Хулсун: юго-западный берег	Лиман	Водоем Нугра	Водоем Саваргун	Амта-Бургуста: водоем	Амта-Бургуста: речка
Ceratophyllaceae								
***Ceratophyllum submersum* L.			+					
C. pentacanthum Haynald	+							
Ranunculaceae								
**Batrachium rionii* (Lagger) Nym.	+	+						
***Ranunculus sceleratus* L.								+
Chenopodiaceae								
Halimione pedunculata (L.) Aell.					+	+		
Petrosimonia oppositifolia (Pall) Litv.	+							
Salicornia europaea L.	+			+		+		
Salsola australis R. Br.			+	+		+		
Suaeda altissima (L.) Pall.	+							
Polygonaceae								
Rumex marschallianus Reichenb.					+	+		
Brassicaceae								
***Rorippa amphibia* (L.) Bess.							+	+
Tamaricaceae								
Tamarix ramosissima Ledeb.	+			+		+		
Haloragaceae								
**Myriophyllum spicatum* L.	+	+	+					
Boraginaceae								
Argusia sibirica (L.) Dandy	+				+			+
Scrophulariaceae								
***Veronica anagallis-aquatica* L.								+
Plantaginaceae								
Plantago major L.					+			
Lamiaceae								
Lycopus europaeus L.					+			+
Mentha aquatica L.					+			
Asteraceae								
Bidens tripartita L.								+
Lactuca tatarica (L.) C. A. Mey.					+			
Alismataceae								
***Alisma lanceolatum* With.	+					+		+
Potamogetonaceae								
**Potamogeton crispus* L.	+	+						
**P. lucens* L.	+	+						
**P. pectinatus* L.	+	+	+					
**P. perfoliatus* L.	+	+						
**P. berchtoldii* Fieb.			+					+
Zannichelliaceae								
**Zannichellia palustris* L.	+							+
**Z. pedunculata* Reichenb.	+							
Juncaceae								
Juncus bufonius L.					+		+	+
J. compressus Jacq.	+				+			
J. gerardii Loisel.			+			+	+	
J. tenuis Willd.					+			+

Растение	Оз. Деед-Хулсун			Лиман	Водоем Нугра	Водоем Саваргун	Амта-Бургуста	
	северо-восточный берег	юго-восточный берег	юго-западный берег				водоем	речка
Cyperaceae								
***Bolboschoenus maritimus* (L.) Pall	+		+		+	+		+
Eleocharis uniglumis (Link) Schult.							+	
***Scirpus lacustris* L.	+	+				+	+	+
***S. kasachstanicus* Dobroch.			+					
Poaceae								
Catabrosa aquatica (L.) Beauv.							+	
***Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.	+	+	+		+	+	+	+
Puccinella gigantea (Grossh.) Grossh.							+	
Lemnaceae								
**Lemna minor* L.			+				+	+
Typhaceae								
***Typha angustifolia* L.	+	+	+		+	+	+	+
Characeae								+
Chlorophyta								
Enteromorpha intestinalis (L.) Link	+		+					
Cladophora fracta Kütz.				+				
Всего видов	27			4	13	11	10	17

Примечание. Одной звездочкой отмечены водные (погруженные) растения, двумя — воздушно-водные (надводные) растения, без звездочек — прибрежные (наземно-береговые) растения.

Bolboschoenus maritimus, *Rumex marschallianus*, *Lycopus europaeus*, *Plantago major* и др.

Водоем Амта-Бургуста расположен в Приозерном р-не вблизи пос. Советского. Длина его около 1 км, ширина 120—150, глубина 2—2.5 м. Дно песчаное, кое-где с примесью глины и ила. В восточной части этого небольшого озера имеется шлюз, через который воду используют на орошение полей. С запада в озеро впадает речка Амта-Бургуста, которая питается за счет грунтовых вод. Вода в речке пресная. Речка эта течет через пос. Советский и здесь загрязняется.

В прибрежной зоне водоема Амта-Бургуста растут *Phragmites australis*, *Typha angustifolia*, *Scirpus lacustris*, *Rorippa amphibia*. На высохшем дне шлюза на влажной почве встречены *Juncus bufonius*, *J. gerardii*, *Eleocharis uniglumis*, *Catabrosa aquatica*, *Puccinella gigantea*, *Lemna minor*.

На затопляемом берегу речки Амта-Бургуста отмечены *Ranunculus sceleratus*, *Veronica anagallis-aquatica*, *Lycopus europaeus*, *Alisma lanceolatum*, *Juncus bufonius*, *Bolboschoenus maritimus*, *Argusia sibirica* и др. (см. таблицу).

В речке Амта-Бургуста растут *Potamogeton berchtoldii*, *Zannichellia palustris*, *Lemna minor*, харовые водоросли.

Таким образом, как показали результаты проведенных исследований, водоемы Деед-Хулсун, Саваргун, Нугра и Амта-Бургуста различаются по видовому составу макрофитов и степени зарастания. Наиболее богата флора водных растений оз. Деед-Хулсун (27 видов). Водоемы Саваргун и Нугра имеют по 11 и 13 видов соответственно, в водоеме Амта-Бургуста насчитывается 10, в речке Амта-Бургуста — 17 видов. Всего обнаружен 41 вид высших растений,

относящийся к 20 семействам высших растений и 31 роду (см. таблицу), из которых 11 видов относятся к погруженным, 1 — к плавающим, 9 — к надводным и 20 — к прибрежным, а также 2 вида зеленых водорослей. К широко распространенным видам исследованных водоемов относятся *Phragmites australis*, *Typha angustifolia*, *Scirpus lacustris*, *Bolboschoenus maritimus*.

Растения исследованных водоемов объединяются в 4 эколого-биологические группы: погруженные, плавающие на поверхности воды, надводные и гигрофиты.

В заключение выражаю благодарность А. И. Кукишу и Т. Бондаренко за помощь в работе

ЛИТЕРАТУРА

Бегучев П. П. Растительность комплексной полупустыни, лиманов, ильменей и окраин соленых озер низменной части Калмыцкой области. — Изв. Саратов. гос. ин-та с. х. и мелиорации, 1928, т. 4, с. 241—259.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 1 III 1983.

УДК 511.1 : 576.312 : 582.34 (477)

Бот. журн., т. 69, № 10

Е. И. Высоцкая, Е. Н. Лесняк

ЦИТОТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ЛИСТВЕННЫХ МХОВ ХИБИН (КОЛЬСКИЙ ПОЛУОСТРОВ)

E. I. VYSOTSKAYA, E. N. LESNYAK. CYTOTAXONOMIC STUDY IN LEAFY MOSSES OF KHYBINY (KOLSKY PENINSULA)

Приведены хромосомные числа для 21 вида лиственных мхов из Хибинских гор. Это первое сообщение о кариотипическом составе мхов советской Арктики. Интересна находка семихромосомной расы у *Racomitrium microcarpon* — реликтового гаплоида для всего порядка *Grimmiales*. Остальные гетероплоидные виды представлены наиболее распространенными во всей умеренной зоне Голарктики расами.

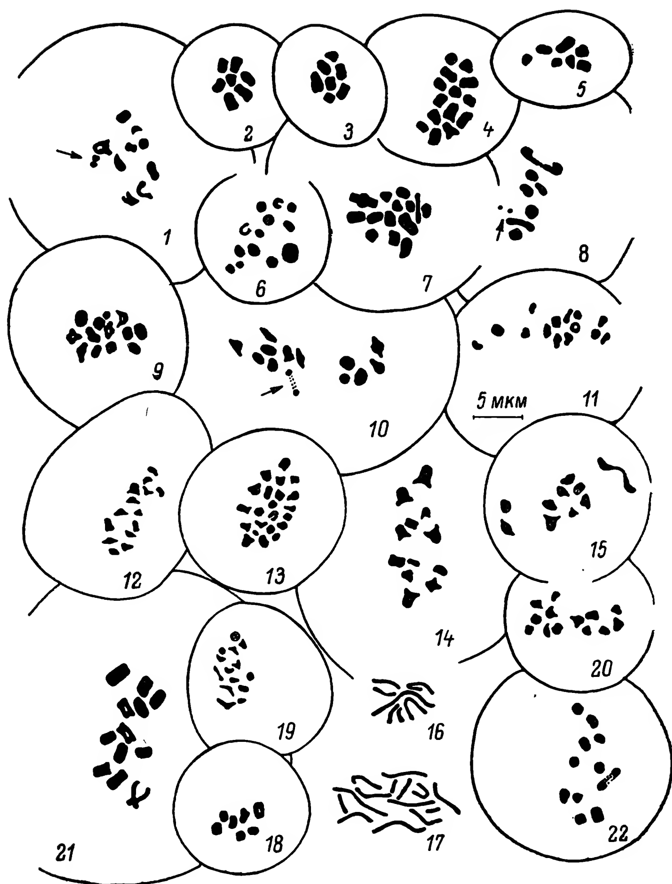
Исследование хромосомного состава видовых популяций из различных широтных зон и высотных поясов позволяет не только познать закономерности пространственного размещения рас и видов разных уровней плоидности у отдельных групп растений, но и глубже изучить пути миграции и расселения видов, а также генезис флор отдельных ботанико-географических регионов.

Бриофлора Крайнего Севера СССР кариологически не исследовалась, и настоящая работа, содержащая данные анализа 21 вида бриофитов, обитающих в Хибинских горах Кольского п-ова, представляет собой первую сводку по хромосомным числам мхов советской Арктики.

Материал собирали в июне 1981 г. во время ботанических экскурсий, организованных коллективом Полярно-альпийского ботанического сада Кольского филиала АН СССР для участников Всесоюзного брио-лихенологического совещания. Большинство образцов фиксировали в полевых условиях, остальные доводились до стадии редукционного деления в лаборатории отдела экспериментальной морфологии растений Львовского отделения Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР, где и хранятся образцы исследованных видов.

Кариологический анализ проводили на временных давленых ацетокарминных препаратах, изготовленных по принятой методике (Лазаренко и др., 1971). У большинства видов хромосомы исследовали во время мейоза в материнских клетках спор, у двух — *Rhizomnium magnifolium* и *Rh. pseudopunctatum* — в митозе, в кончиках этиолированных побегов гаметофоров, проросших в лабораторных условиях.

Результаты хромосомного анализа образцов и места их сбора в Хибинах приведены в таблице.



Хромосомные наборы лиственных мхов: в мейозе спорогенной ткани (*1—15* и *18—22*) и в митозе гаметофитной ткани (*16*, *17*).

Стрелками указана преждевременная дизъюнкция бивалентов.

Наибольший интерес представляет находка семихромосомной расы у *Racomitrium microcarpon* (=*R. ramulosum* Lindb.). Известно, что остальные представители не только рода *Racomitrium* и сем. *Grimmiaceae*, но и всего порядка *Grimmiales* имеют вторичные основные хромосомные числа (x=12, 13, 14). Обнаруженное число хромосом $n=7$ несомненно следует считать реликтовым. Оно свидетельствует о том, что анцестральным для этого порядка мхов, как и для целого ряда других, был семихромосомный кариотип. Обнаруженная гаплоидная форма могла сохраниться в Хибинах, вероятнее всего, благодаря значительному постоянству условий существования в четвертичном периоде на крайнем севере Европы (Толмачев, 1964) и отсутствию сплошного оледенения в гляциале. Вследствие этого на нунатаках Фенноскандии и Хибин сохранились не только некоторые реликтовые виды сосудистых растений и мхов (Hultén, 1937; Вульф, 1944; Шляков, 1961), но могли уцелеть и древние хромосомные формы некоторых видов или групп видов растений, в дальнейшем распространении которых значительную роль сыграла полиплоидия. Наряду с гаплоидной расой у *R. microcarpon* в Хибинах обнаружена и диплоидная (n=14), известная также из карпатской популяции вида (Висоцька, 1975).

У остальных исследованных хибинских гетероплоидных видов, известных в двух и более цитотипах, обнаружены расы, преобладающие на большей части их ареалов в умеренной зоне Голарктики (Fritsch, 1982). Это еще раз свидетельствует о том, что за исключением некоторых, случайно уцелевших видов арктическая флора состоит в основном из пришельцев с юга, распространившихся после отступания ледника, в тех же хромосомных формах, что и на большей части умеренных широт.

Числа хромосом исследованных видов лиственных мхов с Хибин

Вид	n	Место сбора и гербарный номер образца
Andreaea rupestris Hedw. (см. рисунок, *1*)	10	Долина оз. М. Вудьявр, на камне (К-37, К-99)
Polytrichum juniperinum Hedw. (см. рисунок, *2*)	7	Плато Расвумчорр (К-8), окрестности оз. Имандра (К-48); берег р. Вудьяврйок, на территории ботанического сада (К-40); южная оконечность горы Кукисвумчорр (К-86); долина оз. М. Вудьявр (К-38)
P. alpestre Hoppe (см. рисунок, *3*)	7	Возле оз. Имандра (К-51а, К-88)
P. gracile Sm. (см. рисунок, *4*)	14	Берег оз. Имандра (К-108)
P. commune Hedw. (см. рисунок, *5*)	7	Окрестности оз. Имандра (К-51)
Ceratodon purpureus (Hedw.) Brid. (см. рисунок, *6*)	13	Долина оз. М. Вудьявр (К-90)
Dicranum scoparium Hedw. (см. рисунок, *7*)	14	Берег оз. Имандра (К-121)
D. fuscescens var. *congestum* (Brid.) Husn. (см. рисунок, *8*)	7+1	Возле оз. Имандра (К-52, К-112)
D. undulatum Brid. (см. рисунок, *9*)	13	Там же (К-82)
Arctoa fulvella (Dicks.) B. S. G. (см. рисунок, *10*)	13	Северо-восточный склон горы Вудьяврчорр (К-44); склон горы Ловчорр (К-97)
Kiaeria blyttii (B. S. G.) Broth. (см. рисунок, *11*)	14	Берег р. Айкуайвенчйок (К-63), берег р. Вудьяврйок, на территории ботанического сада (К-54, К-81, К-116); северо-восточный склон горы Вудьяврчорр (К-53, К-140)
Dicranoweisia crispula (Hedw.) Lindb. (см. рисунок, *12*)	14	Плато Расвумчорр (К-15); берег р. Вудьяврйок (К-61); северо-восточный склон горы Вудьяврчорр (К-36)
Pohlia nutans (Hedw.) Lindb. (см. рисунок, *13*)	22	Плато Расвумчорр (К-6)
P. crudoides (Sull. et Lesq.) Broth. (см. рисунок, *14*)	11	Склон горы Вудьяврчорр (К-20, К-58)
Bryum caespiticium Hedw. (см. рисунок, *15*)	10	Окрестности г. Кировска (К-1)
Rhizomnium magnifolium (Horik.) Kop. (см. рисунок, *16*)	7	Территория ботанического сада, берег р. Вудьяврйок (К-122, К-128, К-129); южная оконечность горы Кукисвумчорр, (К-124); долина оз. М. Вудьявр (К-119), долина р. Айкуайвенчйок (К-133)
R. pseudopunctatum (Bruch et Schimp.) Kop. (см. рисунок, *17*)	14	Северо-восточный склон горы Вудьяврчорр (К-130); берег оз. Имандра (К-104, К-106, К-107), окрестности г. Кировска (К-127); территория ботанического сада, берег р. Вудьяврйок (К-130)
Racomitrium microcarpon (Hedw.) Brid. (см. рисунок, *18*, *19*)	7	Плато Расвумчорр (К-7)
	14	Г. Кировск, ботанический сад, берег р. Вудьяврйок (К-115)
Grimmia doniana Sm. (см. рисунок, *20*)	13	Северо-восточный склон горы Вудьяврчорр (К-72, К-117); берег р. Вудьяврйок, на территории ботанического сада (К-101, К-118)
Bartramia ithyphylla Brid. (см. рисунок, *21*)	12	Долина оз. М. Вудьявр (К-34); северо-восточный склон горы Вудьяврчорр (К-60)
Drepanocladus uncinatus (Hedw.) Warnst. (см. рисунок, *22*)	11	Плато Расвумчорр (К-83); берег р. Вудьяврйок, на территории ботанического сада (К-135)

Авторы благодарят Р. Н. Шлякова за содействие и помощь в сборе материала, а также К. О. Улычну за определение *Dicranum fuscescens* var. *congestum*.

ЛИТЕРАТУРА

Зисоцька О. І. Нові дані про числа хромосом *Bryopsida* України. — Укр. бот. журн., 1975, т. 32, № 4, с. 498—503. — *Вульф Е. В.* Историческая география растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1944. 546 с. — *Лазаренко А. С.*, *Высоцкая Е. И.*, *Лесняк Е. Н.* Атлас хромосом лиственных мхов СССР. Киев: Наук. думка, 1971. 142 с. — *Толмачев А. И.* Прогрессивные явления и консерватизм в эволюции арктической флоры (к вопросу об интерпретации

кариологических данных в увязке с генетическим и экологическим анализом флоры). — Вестн. ЛГУ, 1964, № 3, сер. биол., вып. 1, с. 21—33. — *Шляков Р. Н.* Флора листостебельных мхов Хибинских гор. Мурманск: Мурманск. книж. изд-во, 1961. 249 с. — *Fritsch R.* Index to plant chromosome numbers. — Bryophyta. Bohn: Scheltema & Holkema, 1982. 268 p. — *Hultén E.* Outline of the history of arctic and boreal biota during the quarternary period. Stockhølm, 1937. 117 p.

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Львовское отделение.

Получено 17 V 1983.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 576.16 : 582.918.3 (575.3)

Р. В. Камелин

НОВЫЙ ВИД РОДА *DIONYSIA* (*PRIMULACEAE*) ИЗ ЮЖНОГО ТАДЖИКИСТАНА

R. V. KAMELIN. A NEW SPECIES OF THE GENUS *DIONYSIA* (*PRIMULACEAE*) FROM THE SOUTH TADJIKISTAN

Описан новый вид рода *Dionysia* сем. *Primulaceae* из Южного Таджикистана.

Во время полевых работ Туркестанской экспедиции Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) АН СССР 1983 г. в горах Южного Таджикистана, на восточном макросклоне хр. Газимайлик в районе, непосредственно прилегающем к межгорной котловине между хребтами Газимайлик и Аруктау, в которой расположен кишлак Ганджина, был найден вид рода *Dionysia* Fenzl, оказавшийся новым для науки и третьим видом рода, встречающимся в Памиро-Алае. Он рос на небольшом участке скал северной и северо-северо-восточной экспозиции на высоте около 1500—1600 м над ур. м. Обнаруженная популяция вида была приурочена исключительно к свежим обнажениям и рухляковым останцам гипсоносных известняков, по численности особей она была крайне незначительной (не более 80—100 разновозрастных особей на всем пространстве скал). Следует заметить, что район, в котором был обнаружен новый вид, принадлежит к числу хорошо исследованных. В кишлаке Ганджина длительное время работал стационар Института ботаники АН Таджикской ССР, в окрестностях которого проводились интенсивные флористические сборы (в них участвовал и автор данной статьи), поэтому находка столь характерного и заметного растения, как скальный вид дионисии, свидетельствует о большой редкости местообитаний нового вида.

Dionysia gandzhinae R. Kam. sp. nov. (sect. Dionysiastrum Smoljan.). — Planta dense caespitosa, breviter glanduloso-pilosa, farinosa, ramulis numerosis, crassiusculis, tortuosis, dense confertis, foliis emortuis fuscis tectis, apice rosulam foliorum hornotinorum viridium ferentibus. Folia sessilia, rotundato-obovata, reticulato-venosa, obtusa, parte inferiore (emortuiore) minute crenulata. Pedunculi suberecti, 1 cm lg. Bracteae 3—4, sessiles, inaequales, involucrum formantes, irregulariter inciso-dentatae, dentibus acutis vel subobtusis. Flores roseo-violacei. Calyx ca 5 mm lg., glandulosus, farinosus. Corolla tubo glanduloso farinosoque 1.5—1.8 mm lg., limbo ca 5—7 mm in diametro. Ovarium multiovulatum, ovulis biseriatis ca 5—8. Capsula calyce inclusa, valvis 5—6 dehiscens. Semina vix compressa, angulata.

Typus: Tadzhikistania australis, jugum Gasimailik, declivum orientale, prope pagum Gandzhina et supra locum Gusabulak, in fissuris rupium, 3 V 1983, N 1437, R. Kamelin, A. Borodina, A. Geldychanov, I. Mochova, E. Nikolaev, T. Schevljakova, V. Solovjov et I. Tagaev (LE, isotypi — LE, TAD).

Affinitas. Ab affinibus *D. involucrata* Zapr. et *D. hedgei* Wendelbo pedunculis brevioribus, floribus minoribus differt.

Род *Dionysia*, насчитывающий ныне 42 вида (Wendelbo, 1961, 1964, 1976; Grey-Wilson, 1970, 1974a, b) является типичным иранским (ирано-туркестано-афганским). Виды его приурочены к низкогорьям, реже — среднегорьям, где они обитают, за немногими исключениями, на скалах. В роде имеются многочисленные чрезвычайно узколокализованные виды, эндемичные буквально

для одного ущелья или для небольшого участка горных хребтов. Так, для ущелья Дараисанг в северной части хр. Банди-Туркестан (Северный Афганистан) эндемичны 3 вида рода из 5 обитающих в ущелье; два до сих пор известных памиро-алайских вида эндемичны соответственно для ущелий Сангардак и Варзоб на южных склонах Гиссарского хребта. Оба последних вида специально наблюдались в естественных местообитаниях и во время работ Туркестанской экспедиции БИН АН СССР 1983 г.

Новый вид рода принадлежит к секции *Dionysiastrum*, типом которой является ранее всех видов секции описанный *D. involucrata*. Характернейшими признаками секции являются наличие обертки (покрывала) из нескольких хорошо развитых подсоцветных листьев, окружающей одно зонтиковидное соцветие из 3 или нескольких цветков, а также ярко-розовая и пурпурно-красная окраска венчика. Кроме того, типовому виду секции свойственны ясно заметное жилкование (перистое) на верхней стороне листьев, наличие характерного мучнистого налета (опушения) на частях цветка и выемчатые доли отгиба венчика. Все эти признаки в равной мере свойственны и североафганскому виду *D. hedgei*, однако между ними есть и существенные различия. Если у *D. involucrata* розеточные листья городчато-тупозубчатые, на верхушке округленные и без острия, а доли покрывала остро- и неравнозубчатые, то у *D. hedgei* розеточные листья по краю без заметных зубчиков, на верхушке острые, а доли покрывала совершенно цельные. Число долей покрывала (до 8), как и число цветков в соцветии (до 12), у *D. hedgei* большее, в то время как у *D. involucrata* цветков не более 5 и долей покрывала не более 3—4. Наконец, и все доли частей цветка у *D. hedgei* более острые. *D. involucrata* — эндемик ущелья р. Варзоб в Гиссарском хребте, растет довольно плотными подушками, достигающими до 50—60 см в диам., на скалах среднегорья на высотах от 950 до 2000 м. *D. hedgei* — узкий эндемик небольшого хр. Кохиальбурс в Северном Афганистане южнее Балха, растет более рыхлыми и мелкими подушками на скалах на высотах около 500—1200 м. Почти на равном расстоянии от верховий Варзоба и Кохиальбурса отмечено и местонахождение нового вида *D. gandzhinae*. Новый вид, безусловно, более близок к *D. involucrata*, представляя ее уменьшенный вариант, отличающийся, однако, также более плотными и меньшего размера подушками, более круглыми тупыми листьями, очень мелкогородчато-зубчатыми (причем зубчатость более ясно проявляется только на отмерших листьях), бо́льшим числом неравных между собою долей покрывала, а также бо́льшим (до 6) числом долей коробочки. Все вышеупомянутые виды составляют чрезвычайно тесную группу родства, типовую для секции.

Монограф рода P. Wendelbo в своей последней статье (Wendelbo, 1976) дал новый перечень видов рода, в котором он, кроме двух вышеупомянутых видов, относит к секции *Dionysiastrum* еще 4 вида (все они афганские). Первым из них был описан *D. microphylla* Wendelbo с северных склонов хр. Банди-Туркестан (район пос. Белчирох). Этот вид образует чрезвычайно плотные подушки, розеточные листья его самые мелкие в роде *Dionysia*, на верхней стороне их не более 2—3 жилок, зубчатость у них совершенно отсутствует. Соцветие у него немногоцветковое, зонтиковидное (иногда мутовчатое), с очень мелкими овальными и ясно заостренными прицветниками, не образующими покрывала. Цвет венчика, по описанию, чрезвычайно похож на таковой у *D. involucrata* — пурпурно-фиолетовый в зеве с белым окаймлением вокруг и с розовыми (фиолетовыми?) долями, величина цветков также примерно такая же. Совершенно ясно, что это редуцированный тип, более удаленный, чем любой из вышеупомянутых трех видов друг от друга. Позднее были описаны еще более редуцированные виды, два из которых встречаются в том же самом ущелье, где растет и *D. microphylla*. Оба они вообще не имеют соцветий, цветки их одиночные, почти сидячие, розово-фиолетовые. У *D. viscidula* Wendelbo листья островатые, на старых листьях с ясно выступающими сверху жилками, два прицветника неравной величины, более крупные венчики и большее число семян в коробочке (до 5). У *D. afghanica* Grey-Wilson листья с тупой (цельной) верхушкой, жилки на них почти незаметны, прицветник лишь один и очень мелкий, цветки мелкие, в коробочке всего 1—2 семени. Столь же резко редуцированный тип был описан из района гор Шодион южнее г. Мазаришериф (т. е. восточнее место-

нахождения *D. hedgei*). Этот вид — *D. freitagi* Wendelbo — отличался островатыми розеточными листьями с ясными жилками, 2 очень мелкими прицветниками и более длинными венчиками с меньшим отгибом. Он образует плотные подушки на известковых скалах на высотах 800—1000 м. По описанию, он лишен характерного мучнистого налета на частях цветка, как и *D. viscidula* и *D. afghanica*.

Все вышеупомянутые более редуцированные виды секции, несомненно, произошли различным путем от предковых типов, близких к *D. involucrata—D. hedgei*; однако следует заметить, что ни один в отдельности взятый признак не является ныне дифференциальным радикалом секции *Dionysiastrum*. И это не случайно. Еще в 1973 г. я предположил, что розовоцветковые виды в роде *Dionysia* представляют особую линию развития, что тогда противоречило мнению монографа рода Wendelbo, поскольку он считал, что секции *Dionysiastrum* и *Dionysia* (подсекция *Bryomorphae* Wendelbo, где есть также группа розовоцветковых видов) произошли независимо и от разных предков из типов секции *Anacamptophyllum* Melch. (Wendelbo, 1964). Последующие исследования, в частности совместная работа с иранским анатомом M. Bokhari, изучавшим склероидные элементы листа у видов рода, побудили Wendelbo изменить свою точку зрения на происхождение видов секции *Dionysiastrum*, которую он в этой работе сблизил уже с древнейшим осколком рода, сохранившимся в Омане — *Dionysia mira* Wendelbo (Bokhari, Wendelbo, 1976), от которого он производил и все иные виды рода.

По совокупности признаков, однако, более вероятно, что и *D. mira*, и древнейшие розовоцветковые виды секции *Dionysiastrum* независимо происходят от предковых типов, близких к *Primula*, уже бывших по окраске гетерохромными. Розовоцветковые виды рода, развивавшиеся преимущественно в восточной части ареала рода, представляют ныне группу параллельно возникших от единых предков и сильно изменившихся редукционных типов (секция *Dionysiastrum* s. str., ее производные, подсекция *Bryomorphae*, а также, вероятно, гибридогенные резко обособленные виды *D. lindbergii* Wendelbo и *D. sawyeri* (Watt) Wendelbo). На крайнем западе ареала розовоцветковых видов нет, а древнейшими их типами являются туркестано-афганские *D. involucrata* и *D. hedgei*, возраст первого из них я оценил ранее как миоцен—плиоценовый. Новый вид из Газимайлика, хотя и является производным от *D. involucrata*, но, по-видимому, также весьма древний (плиоцен). Находка его свидетельствует о возможности обнаружения новых видов секции *Dionysiastrum* в Кугитанге и Бабатаге.

Иной путь развития имела группа видов секции *Anacamptophyllum*, один вид которой — *D. hissarica* Lipsky — также достигает Памиро-Алая. Древнейший тип здесь сохранился в горах Омана (*D. mira*), наиболее близким к последнему является западно-гиндукушский очень редкий вид *D. saponacea* Rech. fil. et Wendelbo, соцветия у которого, однако, сильно редуцированы. В Западном Гиндукуше более обычен обособленный вид этого родства — *D. balsamea* Wendelbo et Rech. fil., а еще один обособленный вид — *D. lacei* (Watt et Hemsl.) Clay — растет в Северном Белуджистане (а более точно — в Хайберском проходе). На северо-восточных пределах ареала группы растет пара близких видов — *D. hissarica* (Гиссарский хребет, ущелье Сангардак) и *D. paradoxa* Wendelbo (горы района Кабула). После значительного перерыва в Курдистане и Загросе растут еще два вида этого родства — *D. bornmuelleri* (Pax) Clay и *D. teucrioides* Davis et Wendelbo. Разрыв ареала в значительной мере заполнен более продвинутыми типами, производными от вышеперечисленных видов, как западных, так и восточных (это подсекция *Revolutae* Wendelbo секции *Anacamptophyllum*, подсекции *Caespitosae* Wendelbo и *Tapetodes* Wendelbo секции *Dionysia*, а также обособленные желтоцветные и полихромные виды подсекции *Bryomorphae*). На восточных пределах ареала из числа производных типов этого родства растут только виды подсекции *Tapetodes*, ни один из которых неизвестен в Памиро-Алае. Реликтовый же тип *D. hissarica*, хотя и принадлежит к кругу древних форм этой линии родства, но по ряду признаков в своем родстве является более продвинутым (уменьшенное число семян в коробочке); кроме того, он не дал непосредственно ни одного производного вида.

Взаимоотношения видов в различных линиях развития рода *Dionysia* демонстрируют нам довольно обычный флорогенетический стандарт ирано-туркестано-афганских прашибляковых групп. Здесь есть более южные примитивные группы, и распределение древних групп с разрывом ареала в Центральном Иране, и обособленные восточные линии развития. Аналогичные взаимоотношения в других родах отличаются лишь числом развивавшихся на этих территориях рас и чисто экологическими закономерностями эволюции. Находка еще одного вида рода *Dionysia* в Южном Таджикистане, таким образом, закономерна.

ЛИТЕРАТУРА

Камелин Р. В. Флорогенетический анализ естественной флоры гор Средней Азии. Л.: Наука, 1973. 355 с. — *Bokhari M. H., Wendelbo P.* Anatomy of *Dionysia*. 1. Foliar sclereids. — Not. Roy. Bot. Gard. Edinb., 1976, vol. 35, p. 131—141. — *Grey-Wilson C. Dionysia*, the genus in the wild and in cultivation. London, 1970. — *Grey-Wilson C.* Some notes on the flora of Iran and Afghanistan. — Kew Bul., 1974a, vol. 29, N 1, p. 19—81. — *Grey-Wilson C.* Some notes on Iranian Dionysias (*Primulaceae*). — Kew Bul., 1974b, vol. 29, N 4, p. 687—694. — *Wendelbo P.* Studies in *Primulaceae*. I. A monograph of the genus *Dionysia*. — Acta Univ. Bergen., ser. math.-nat., 1961, t. 3, p. 1—83. — *Wendelbo P.* Studies in *Primulaceae*. IV. The genus *Dionysia* in Afghanistan with descriptions of 6 new species. — Acta Univ. Bergen., ser. math.-nat., 1964, t. 19, p. 1—28. — *Wendelbo P.* New and noteworthy species of *Primulaceae* from the «Flora Iranica»-area. — Bot. Not. (Lund), 1970, vol. 123, p. 300—309. — *Wendelbo P.* Another new *Dionysia* (*Primulaceae*) from the Bakhtiari Mts. of Iran. — Iran. J. Bot., 1976, vol. 1, p. 69—74.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 13 XII 1983.

УДК 562.547.1

Бот. журн., т. 69, № 10

Е. Г. Лупикина, Л. М. Долматова

О НОВЫХ ПАЛЕОГЕНОВЫХ ВИДАХ СЕМЕЙСТВА *EUNOTIACEAE* (*BACILLARIOPHYTA*) С КАМЧАТКИ

E. G. LUPIKINA, L. M. DOLMATOVA. ON NEW PALEOGENE SPECIES OF THE FAMILY *EUNOTIACEAE* (*BACILLARIOPHYTA*) FROM KAMCHATKA

Приводятся описания одного нового вида из рода *Actinella* и одного — из рода *Eunotia* из отложений палеогенового возраста; даны их сравнительно-морфологические анализы.

В отложениях свит мыса Астрономического и южнинской, вскрытых естественными обнажениями в береговых обрывах п-ова Маметчинского на мысе Астрономическом в северо-восточной части Охотского моря, обнаружен богатый комплекс диатомовых водорослей аллохтонного типа. По числу экземпляров доминируют представители центрических диатомей, субдоминантами являются широко распространенные в континентальных отложениях неогена грубопанцирные виды рода *Aulacosira* Thw. Подкласс *Pennatophycidae* представлен разнообразнее — 17 родов, около 80 видов и внутривидовых таксонов, некоторые из них являются новыми для науки. Ниже приводится описание двух новых представителей сем. *Eunotiaceae* Kütz.

Микрофотографии диатомей на световом микроскопе МБИ-6 выполнены авторами, на СЭМ типа MSM-5 (миниСЭМ) фирмы «Akashi Seicacusio» — в Институте геологии Коми филиала АН СССР оператором В. Н. Филипповым.

Actinella penzhica Lupikina et Dolmatova sp. nov.[1] — Панцирь с пояска клиновидный, 48—154 мкм дл., 13—30 мкм шир., 20—25 мкм выс. Створки булавовидные, слегка изогнутые. Верхний конец створки широко закругленный, оттянут. Нижний конец узкозакругленный. Конечные узелки шва расположены

---

[1] Название вида от названия Пенжинская губа.

на брюшной стороне у обоих концов створки и окружены небольшим гиалиновым полем. Осевое поле нитевидное, отчетливо прослеживается по всей длине створки между конечными узелками, расположено несколько ближе к брюшному краю. Штрихи нежно-пунктирные, параллельные в средней части створки и радиальные к ее концам, 16—22 в 10 мкм; на брюшном крае многие из них часто укорочены. Поры штрихов на створке расположены плотно, 18—23 в 10 мкм, образуя косоперекрещивающиеся ряды, а также короткие извилистые продольные; поры в штрихах на поясковой поверхности к краю створки часто более бледные и располагаются местами разреженно, 14—15 пор в 10 мкм. Иногда по спинному краю створки отмечаются короткие зубчики (шипики?), расположенные неравномерно, около 3—4 в 10 мкм, в 1—2 ряда (рис. 1, *1—4* — см. вклейку).

Тип: СССР, Камчатка, поздний эоцен—олигоцен, редко; коллекция Л. М. Долматовой 1980, хранится в центральной лаборатории Камчатского производственного геологического объединения (КПГО), № 67/1145-12.

Пресноводный, возможно, слабосолоноватоводный вид, найден в комплексе с грубопанцирными видами рода *Aulacosira*, близкими к *A. praegranulata* (Jousé) Simonsen. Новый вид по нескольким признакам отличен от всех известных видов рода *Actinella*. Наличием узелков шва на обоих концах створки сходен с *A. brasiliensis* Grun. var. *brasiliensis* et var. *cuneata* Moiss. из неогена Приморья (Моисеева, 1971: 54), отличаясь четко развитым осевым полем, наличием перекрещивающихся рядов ареол, зубчиков (шипиков?) на спинном крае, очертаниями створок и формой их апикального конца. Перечисленными признаками, а также наличием конечных узелков шва на обоих концах створки новый вид отличается от современного *A. brasiliensis* Grun. (in Van Heurck, 1880—1881, tab. 35, fig. 19; Schmidt, 1874—1959, tab. 292, fig. 10—19; «Диатомовый анализ», 1950, с. 77, табл. 27, фиг. 11).

Вид характеризуется морфологической изменчивостью.

Eunotia maculata Lupikina et Dolmatova sp. nov. — Створки широколинейные, более или менее согнутые, редко почти подковообразные, с параллельными краями, 98—203 мкм дл., 19—33 мкм шир. Концы широко закругленные, слабо односторонне оттянутые, на полюсах несколько косо срезанные. Спинной край иногда с вогнутостью в средней части, редко с короткими зубчиками, 4—7 в 10 мкм, расположенными в 1—2 ряда. Структура створки из пунктирных поперечных штрихов, параллельных в средней части и радиальных у концов, 13—18 в 10 мкм. Поры, 12—15 в 10 мкм, образуют более или менее четкие перекрещивающиеся ряды, а также крупноячеистую полигональную структуру (рис. 1, *5*, *6*; 2, *1—8* — см. вклейку).

По данным электронной микроскопии (СЭМ), на внутренней поверхности створки местами или на значительной площади имеется ультраструктура, представленная нитевидными, короткими и невысокими, разнообразно изогнутыми, часто разветвленными и образующими неправильную сетку выростами на поверхности базального слоя (см. рис. 1, *7*).

Тип: СССР, Камчатка, эоцен—олигоцен, редко; коллекция Л. М. Долматовой 1980, хранится в центральной лаборатории КПГО, № 67/1145-12.

Пресноводный (слабосолоноватоводный?) вид. По форме створок, размерам и расположению рядов пор в трех взаимно пересекающихся направлениях обнаруживает сходство с *Eunotia americana* Kain et Schultze (in Schmidt, 1874—1959, tab. 290, fig. 5—7) из миоцена атлантического побережья Северной Америки, отличаясь наличием полигональной структуры и зубчиков. По форме створки, ее размерам и «зубчатому» спинному краю новый таксон также обнаруживает сходство с *E. clevei* var. *hispida* Skvortzow («Диатомовый анализ», 1950, с. 75, табл. 26, фиг. 4а, б) из оз. Байкал и *E. clevei* var. *aculeata* Moiss. (Моисеева, 1971, с. 57, табл. VII, фиг. 7) из плиоцена Приморья. От первой разновидности — представителя современной микрофлоры Байкала — новый вид отличается более частыми штрихами, отсутствием крупных вильчатых отростков на спинном крае, наличием характерной сетчатой структуры и системы перекрещивающихся рядов пор на створке. Двумя последними признаками, а также характерной шиповатостью створки и числом радиальных рядов пор в 10 мкм палеогеновый вид отличается от *E. clevei* var. *aculeata*. Новый вид характе-

ризуется сильной морфологической изменчивостью, возможно, является предковым по отношению к *E. americana* и *E. clevei* var. *hispida* et var. *aculeata*. Встречен в комплексе с грубопанцирными видами рода *Aulacosira*, близкими к *A. praegranulata*.

ЛИТЕРАТУРА

Диатомовый анализ / Под. ред. А. И. Прошкиной-Лавренко. Л.: Изд-во АН СССР, 1950, кн. 3, с. 3—635. — *Моисеева А. И.* Атлас неогеновых диатомовых водорослей Приморского края. — Тр. ВСЕГЕИ, 1971, нов. сер., т. 171, с. 3—151. — *Schmidt A.* Atlas der Diatomaceenkunde. Arschersleben: Leipzig, 1874—1959. — *Van Heurck H.* Synopsis des Diatomées de Belgique. Anvers (Atlas — 1880—1881, texte — 1885), p. 3—235.

Институт вулканологии ДВНЦ АН СССР,
Петропавловск-Камчатский.

Получено 19 X 1982.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (571.52)

Б. Б. Намзалов

НОВЫЕ ДАННЫЕ К ФЛОРЕ ТУВИНСКОЙ АССР

B. B. NAMZALOV. NEW DATA TO THE FLORA OF THE TUVA ASSR

Приводятся данные о 10 редких видах высших сосудистых растений, из которых 4 вида зарегистрированы впервые на территории Тувинской АССР: *Festuca tschujensis*, *Hordeum jubatum*, *Potentilla acervata* и *Oxytropis leucotricha*.

Лаборатория геоботаники Центрального сибирского ботанического сада СО АН СССР в 1975—1980 гг. проводила изучение растительного покрова Тувинской АССР. Флора Тувы в результате интенсивных исследований последних лет (Красноборов, 1973; Красноборов и др., 1973, 1974, 1975, 1977, 1980; Положий и др., 1974; Выдрина и др., 1977) достаточно полно изучена. Однако при обработке собранных материалов автор настоящей статьи выявил еще ряд видов высших растений, не известных ранее на территории Тувинской АССР. Гербарные экземпляры переданы в основную коллекцию Тувинского отдела лаборатории Гербарий ЦСБС СО АН СССР (NS).

Festuca tschujensis Reverd. Монгун-Тайгинский р-н, хр. Монгун-Тайга, верховье р. Могур, пологая вершина краевой гряды по правобережью р. Могур, 2300 м над ур. м., 2 VII 1980, Б. Намзалов. Этот вид в основном распространен в МНР, преимущественно в западной части Монгольского Алтая (Алексеев, 1981). В СССР ареал его ограничивался лишь территорией Юго-Восточного Алтая. Своеобразен фитоценоз, где был собран *F. tschujensis*. Для него характерно сочетание обычных горно-степных видов с типично высокогорными. Особые криофитно-ксерофитные условия, создающиеся на высоких выположенных водоразделах по южному макросклону хр. Монгун-Тайга, сформировали столь оригинальный фитоценоз высокогорной степи. Приводим конкретное описание (№ 19) сообщества.

Фон степи создают компактные дернинки *F. tschujensis*, определяющие мелкокуртинную структуру фитоценоза. В составе травостоя сообщества выделяется ряд типично высокогорных видов: *Carex rupestris*, *Minuartia verna*, *Artemisia depauperata*. Степь сильно щебнистая, до 40—50% покрытия.

Фитоценоз — разнотравная мятлико-овсяницевая высокогорная степь. Проективное покрытие — 30—40%. Ярусность не выражена. Высота основной массы травостоя — 3—5 см. Генеративные побеги *Festuca tschujensis* приземистые, до 5—7 см выс. Аспект степи монотонно-серый от соцветий *F. tschujensis*, с желтыми пятнами цветущей *Potentilla sericea*. В состав фитоценоза входят следующие виды

Ephedra monosperma	sp.	*Chamaerhodos altaica*	sp.
Agropyron cristatum	sol.	*Potentilla sericea*	sol.
Festuca tschujensis	$cop._2$	*Sibbaldianthe adpressa*	sol.
Koeleria cristata	sp.	*Astragalus multicaulis*	sol.
Poa attenuata	sp.—cop.	*Oxytropis macrosema*	sp.
Carex duriuscula	sp.	*O. trichophysa*	sol.
C. rupestris	sp.	*Androsace incana*	sp.
Allium strictum	sol.	*Goniolimon speciosum*	sp.
Eremogone formosa	sol.	*Eritrichium subrupestre*	sp.
Minuartia verna	sol.	*Amblynotus rupestris*	sp.

Dianthus versicolor	sol.	*Artemisia frigida*	sp.
*Clausia apri*ca	sol.	*A. depauperata*	sp.
Orostachys spinosa	sp.	*Taraxacum* sp.	sol.—un.

Hordeum jubatum L. Улуг-Хемский р-н, окр. с. Усть-Элегест, долина р. Улуг-Хем, пойменный злаковый луг, 12 VII 1977, Б. Намзалов, М. Махотина. Ближайшее местонахождение — юг Красноярского края. Заносное.

Potentilla acervata Soják. Эрзинский р-н, с. Нарын, урочище Тэс, гора Кецик-Ула, 1400 м над ур. м., петрофитная злаковая степь, 2 VII 1979, Б. Намзалов, Л. Мечетина. Ближайшее местонахождение — западная часть Байкальской Сибири.

Oxytropis leucotricha Turcz. Эрзинский р-н, в 50 км к юго-востоку от с. Нарын, урочище Дэрэлжи, гора Хэнгэликтэ, 1500 м над ур. м., осоково-овсецовая степь, 7 VII 1979, Б. Намзалов. Ближайшее местонахождение — Восточный Саян (Монды), Хангай (верховье р. Джиргаланту).

Кроме отмеченных видов, приводящихся для территории Тувинской АССР впервые, мы собрали ряд редких в Туве видов, известных ранее в 1—3 местонахождениях. Среди них *Kobresia filifolia* (Turcz.) Clarke, *Oxytropis macrosema* Bunge, *Thymus gobicus* Tschern., *Pedicularis lasiostachys* Bunge, *Krylovia eremophila* (Bunge) Schischk., *Artemisia rutifolia* Steph.

Из перечисленных видов наиболее интересными являются находки *Kobresia filifolia*, *Pedicularis lasiostachys* и *Artemisia rutifolia*.

Kobresia filifolia лишь однажды собрана И. М. Красноборовым в окрестностях с. Нарын, в 8 км вверх по р. Нарын, в елово-лиственничном пойменном лесу. Мы этот вид обнаружили на нагорье Сангилен, в верховье р. Тарги (2100 м над ур. м.), в составе высокогорной щебнистой разнотравно-пырейной степи из *Elytrigia gmelinii*, а также на хр. Западный Танну-Ола, в верховье р. Орто-Хадын (2300 м над ур. м.), в составе высокогорной овсяницевой (*Festuca kryloviana*) степи.

Pedicularis lasiostachys отмечен А. С. Ревушкиным (1981) на Шапшальском хребте. Мы этот вид нашли в отрогах хр. Монгун-Тайга, в верховье р. Могур (2400 м над ур. м.), в составе разнотравно-злаково-кобрезиевой высокогорной степи.

Artemisia rutifolia ранее была известна из предгорий хр. Восточный Танну-Ола (Убсунурские степи) и из Монгун-Тайги (Амельченко, 1978). Новое местонахождение этого вида в Тувинской АССР: Эрзинский р-н, окр. с. Нарын, урочище Тэс, гора Кецик-Ула, петрофитная, закустаренная злаковая степь. Новая находка *A. rutifolia* в юго-восточной Туве заполняет разрыв в ареале этого преимущественно среднеазиатского вида, доходящего на восток до степей Бурятии (Пешкова, 1972).

Автор благодарит Р. В. Камелина, Е. Б. Алексеева и Л. И. Иванину за просмотр коллекций и уточнение правильности определений видов.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев Е. Б. К систематике азиатских овсяниц (*Festuca* L.). Новые данные по номенклатуре и географическому распространению узколистных видов. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1981, т. 86, вып. 1, с. 70—73. — *Амельченко В. П.* Ареалы и особенности распространения полыней в Приенисейской Сибири. — В кн.: Систематика и география растений Сибири. Новосибирск: Наука, 1978, с. 11—19. — *Выдрина С. Н., Положий А. В., Курбатский В. И.* Новое дополнение к флоре Тувинской АССР. — Нов. сист. высш. раст., 1977, т. 14, с. 223—227. — *Красноборов И. М.* Дополнение к флоре Тувинской АССР. — В кн.: Новости географии и систематики растений Сибири. Новосибирск: Наука, 1973, с. 20—23. — *Красноборов И. М., Ломоносова М. Н., Тимохина С. А.* и др. Четвертое дополнение к флоре Тувинской АССР. — Бот. журн., 1977, т. 62, № 3, с. 1315—1319. — *Красноборов И. М., Ломоносова М. Н., Ханминчун В. М.* и др. Пятое дополнение к флоре Тувинской АССР. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 7, с. 1024—1028. — *Красноборов И. М., Пеньковская Е. Ф., Ломоносова М. Н.* и др. Новые для Тувинской АССР растения. — Бот. журн., 1973, т. 58, N 8, с. 1149—1155. — *Красноборов И. М., Пеньковская Е. Ф., Тимохина С. А.* и др. Новое дополнение к флоре Тувинской АССР. — Бот. журн., 1974, т. 59, № 5, с. 693—699. — *Красноборов И. М., Тимохина С. А., Ханминчун В. М.* Новинки флоры Тувинской АССР. — Бот. журн., 1975, т. 60, № 3, с. 373—379. — *Пешкова Г. А.* Степная флора Байкальской Сибири. М.: Наука, 1972. 207 с. — *Положий А. В., Выдрина С. Н., Курбатский В. И.* и др.

Дополнение к флоре Тувинской АССР. — Нов. сист. высш. раст., 1974, т. 11, с. 318—324. — *Ревушкин А. С.* Конспект высокогорной флоры Шапшальского хребта. — В кн.: Новые данные о фитогеографии Сибири. Новосибирск: Наука, 1981, с. 140—170. — *Соболевская К. А.* Конспект флоры Тувы. Новосибирск: Зап.-Сиб. кн. изд-во, 1953. 245 с.

Центральный сибирский ботанический сад СО АН СССР, Новосибирск.

Получено 26 III 1982.

УДК 581.9 (470.11)

Бот. журн., т. 69, № 10

Т. К. Юрковская

МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ НЕКОТОРЫХ РАСТЕНИЙ НА БОЛОТАХ АРХАНГЕЛЬСКОЙ ОБЛАСТИ

T. K. YURKOVSKAYA. THE LOCALITIES OF SOME PLANTS IN THE MIRES OF THE ARKHANGELSK DISTRICT

Сообщаются сведения о новых местонахождениях 5 видов, об их местообитаниях и встречаемости; приведены карты ареалов.

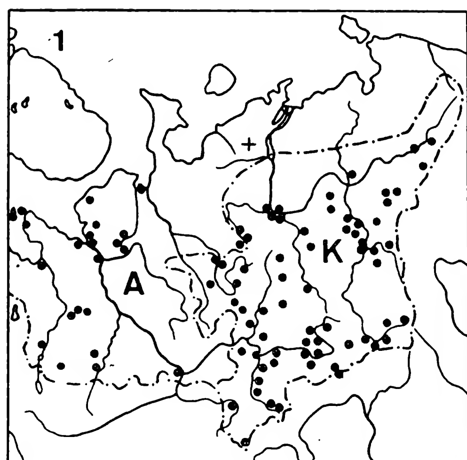
В последнее время в связи с проблемой охраны природы получило новый стимул исследование болот как местообитаний многих редких и охраняемых видов растений и животных, особенно в тех регионах, где болота занимают совсем небольшую площадь (Хмелев, 1968, 1976, 1980; Барсегян, 1972, 1977, 1981; Пчелкин, 1974; Раков, Пчелкин, 1980; Андрієнко, 1975; Андрієнко, Прядко, 1977; Pedrotti, 1978, 1980; Real, 1982).

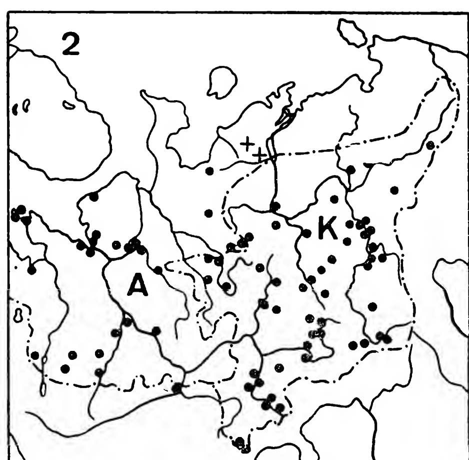
В Архангельской обл. площадь болот составляет 15% ее территории (Никонов, 1958). Между тем флора их изучена еще очень слабо, поэтому наши сборы, проводившиеся во время геоботанических исследований в 1969—1982 гг., позволили обнаружить ряд новых местонахождений видов растений, либо редких для флоры северо-востока европейской части СССР, либо находящихся за пределами известного ранее их ареала.

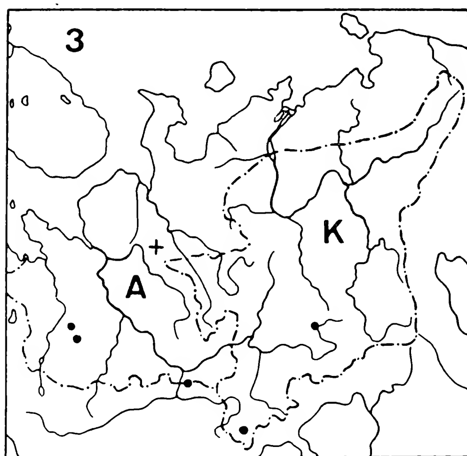
На территории Архангельской обл. отчетливо проявляются закономерности широтного расчленения растительного покрова. В направлении с севера на юг следуют подзоны северной и южной тундры, лесотундры, северной и средней тайги (Абрамова и др., 1974; Грибова, 1980). Исследованные мною болота расположены в пределах лесотундры, северной и средней тайги. Они представлены разнообразными типами: травяно-кустарничково-лишайниково-моховыми плоско- и крупнобугристыми; кустарничково-травяно-моховыми ключевыми, пойменными травяными, грядово-озерково-мочажинными травяно-сфагново-гипновыми аапа, сфагновыми переходными и тремя типами сфагновых верховых — грядово-мочажинно-озерковыми южноприбеломорскими, грядово-мочажинными печорско-онежскими и сосново-кустарничково-сфагновыми (Юрковская, 1977, 1980).

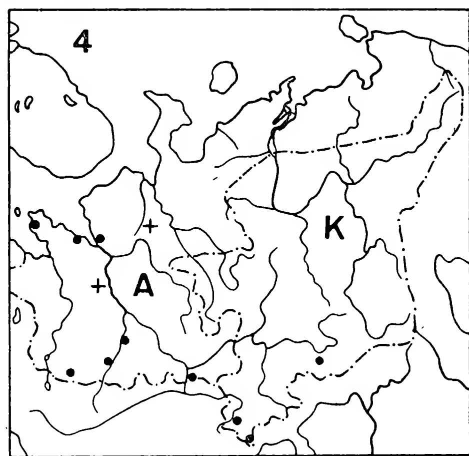
Известно, что по болотам далеко на север, вплоть до арктической тундры, проникают некоторые бореальные виды, такие как *Carex chordorrhiza* Ehrh., *Comarum palustre* L. и др. (Ребристая, 1977). Примечательны ключевые болота, которые на равнинах таежной области являются единственными местообитаниями бореально-гипоарктических и арктоальпийских видов, таких как *Saxifraga hirculus* L., *Stellaria crassifolia* Ehrh., *Tomenthypnum nitens* (Hedw.) Loeske и др. (Богдановская-Гиенэф, 1927; Самбук, 1930; Юрковская, 1958, 1977; Смирнова, 1965, и др.). Как выяснилось, они же являются самыми северными местообитаниями некоторых бореальных видов. Именно на ключевых болотах в долинах р. Сулы и ее притока р. Соймы в северной лесотундре за полярным кругом мною собраны две осоки, широко распространенные на болотах таежной области, — *Carex lasiocarpa* Ehrh. и *C. pauciflora* Lightf. (см. рисунок, *1*, *2*).

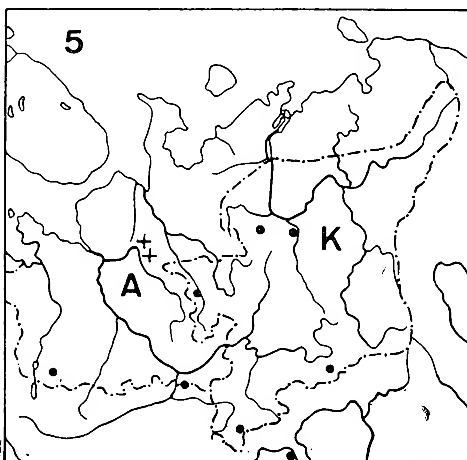
Carex lasiocarpa имеет в таежной области довольно широкую экологическую амплитуду и характерен для пойменных, аапа и переходных болот. В лесотундре











Местонахождения некоторых видов болотных растений.

1 — *Carex lasiocarpa*, *2* — *C. pauciflora*, *3* — *Hammarbya paludosa*, *4* — *Rhynchospora alba*, *5* — *Juncus stygius*. *Точки* — по данным «Флоры северо-востока европейской части СССР» (1976), *крестики* — по сборам автора. *А* — Архангельская обл., *К* — Коми АССР.

на болотах этих типов указанный вид не встречался; собран в 1973 г. на ключевом болоте на левом берегу р. Соймы (к северо-западу от с. Коткино Архангельской обл.) в ерниково-горечно-сабельниково-сфагновом (Betula nana — Polygonum bistorta — Comarum palustre — Sphagnum warnstorfii) фитоценозе.

Carex pauciflora приурочен к мезоолиготрофным местообитаниям на болотах таежной области; собран на том же болоте в багульниково-морошково-хвощево-сфагновом (Ledum palustre — Rubus chamaemorus — Equisetum fluviatile — Sphagnum balticum) фитоценозе и на ключевом болоте в долине р. Сулы в окрестностях с. Коткино.

Следующие 3 вида отмечены как редкие для северо-востока европейской части СССР («Флора северо-востока. . .», 1976). Все они найдены нами на болотах северной тайги.

Hammarbya paludosa (L.) O. Kuntze — эта маленькая невзрачная орхидея действительно редка, а кроме того, при маршрутных исследованиях, вероятно, нередко остается незамеченной. Собрана в 1977 г. на аапа болоте в междуречье рек Пинеги и Ежуги, в верховье р. Себы к северу от дер. Вальтево. Она росла в центральной трудно проходимой очень топкой части болотного массива в грядово-мочажинно-озерковом комплексе, где встречалась единично по краю сильно обводненной осоково-травяной мочажины с господством *Carex limosa* L., *Menyanthes trifoliata* L., *Utricularia intermedia* Hayne и на низких грядах со *Sphagnum papillosum* Lindb. Местонахождение *Hammarbya paludosa* на Себболоте находится более чем на 2.5° (примерно на 300 км) севернее 5 известных ранее для Северо-Востока (см. рисунок, *3*).

Rhynchospora alba (L.) Vahl — чрезвычайно характерное растение сильно обводненных местообитаний грядово-мочажинных и грядово-озерковых комплексов верховых болот Прибалтики, северо-запада РСФСР, Прибеломорской низменности. На болотах северо-востока европейской части СССР очеретник белый указывался лишь для западных и южных районов («Флора северо-востока. . .», 1976; «Флора европейской части СССР», 1976). Мною он собран дважды (см. рисунок, *4*). Один раз — в 1969 г. — на грядово-мочажинном верховом болоте у оз. Белое за дер. Тегра на левобережье Северной Двины (Елина, Юрковская, 1980), где он являлся даже соэдификатором в сообществах мочажин с *Carex limosa*, *Scheuchzeria palustris* L. и *Sphagnum cuspidatum* Ehrh. ex Hoffm. или встречался единично в шейхцериево-сфагновых сообществах (*Sphagnum majus* (Russ.) C. Jens.), а также образовывал бордюр вдоль берега болотного озера. Там же за дер. Тегра у оз. Хлюп очеретник белый обильно рос и в некоторых сообществах переходного болота, образуя сообщества с печеночным мхом (Rhynchospora alba — Cladopodiella fluitans) в чуть пониженных участках среди ковра *Sphagnum papillosum*. В 1980 г. этот вид был собран на болоте «Женское», относящемся к аапа типу, на междуречье Пинеги и Кулоя (к северу от бывшей дер. Вихтово) — значительно северо-восточнее известных для Архангельской обл. местонахождений. Очеретник белый рос обильно в центре болота в озерково-топяном комплексе, образуя совместно с *Carex lasiocarpa*, *C. limosa*, *Menyanthes trifoliata*, *Utricularia intermedia* и другими видами бордюр вокруг озерков. На верховых болотах этого района очеретник белый не встречался.

Juncus stygius L. также отмечен как редкий во флоре Северо-Востока, где указано 8 его местонахождений, а для Архангельской обл. — всего 2 (см. рисунок, *5*). Мы его собирали неоднократно, начиная с 1977 г., на аапа болотах в бассейне р. Пинеги. Он растет в мочажинах и по краям озерков, в центральных, очень топких участках, всегда в незначительном обилии. Представляется, что для таежной территории северо-востока европейской части СССР этот вид не является редким. Однако болота, на которых он встречается, все еще мало доступны и редко посещаются ботаниками.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова Т. Г., Грибова С. А., Козлова Г. И. Карта растительности М. 1 : 5 000 000. Карта-врезка на карте: Архангельская область. Физическая учебная карта М. 1 : 1 500 000. М.: ГУГК, 1974. — *Андрієнко Т. Л.* *Scheuchzeria palustris* L. на Україні. — Укр. бот. журн., 1975, т. 32, № 5, с. 617—623. — *Андрієнко Т. Л., Прядко О. І.* Нові місцезнаходження рідкісних видів на Українському Поліссі. — Укр. бот. журн., 1977, т. 24, № 4, с. 403—407. —

Барсегян А. М. Новые материалы по водно-болотной флоре Армении. — Биол. журн. Армении, 1972, т. 25, № 1, с. 69—76. — *Барсегян А. М.* Флора и растительность высокогорных осоковых болот Армении. — В кн.: Пробл. бот., т. 13. Л.: Наука, 1977, с. 6—10. — *Барсегян А. М.* Водно-болотная флора Армении и ее анализ. — В кн.: Флора, растительность и растительные ресурсы Армянской ССР. Сб. научн. тр. Арм. отд. ВБО. Ереван, 1981, т. 8, с. 53—120. — *Богдановская-Гиенэф И. Д.* Ключевые болота Кингисеппского уезда Ленинградской губ. — Журн. Русск. бот. об-ва, 1927, т. 11, № 3—4, с. 323—346. — *Грибова С. А.* Восточноевропейские травяно-кустарничково-мохово-лишайниковые, травяно-моховые и кустарничковые тундры. — В кн.: Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980, с. 42—44. — *Елина Г. А., Юрковская Т. К.* Верховые болота на левобережье Северной Двины. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 7, с. 958—970. — *Никонов М. Н.* Торфяной фонд Архангельской области. М., 1958, с. III—XVI. (Отд. оттиск). — *Пчелкин Ю. А.* О гипоаркто-бореальном элементе флоры Ульяновской области. — Научн.-докл. высш. школы, Биол. науки, 1974, № 4, с. 80—83. — *Раков Н. С., Пчелкин Ю. А.* Флористические находки в Ульяновской области. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 5, с. 711—714. — *Ребристая О. В.* Флора Востока Большеземельской тундры. Л.: Наука, 1977. 334 с. — *Самбук Ф. В.* Наблюдения над сосновыми борами и ключевыми болотами долины и бассейна реки Облы, притока реки Луги. — Тр. Бот. музея АН СССР, 1930, т. 22, с. 277—310. — *Смирнова А. Д.* Ключевые болота окрестностей поселка Средняя Усьва (Средний Урал). — Бот. журн., 1965, т. 50, № 4, с. 571—576. — *Флора* европейской части СССР, т. 2. Л.: Наука, 1976. 236 с. — *Флора* северо-востока европейской части СССР, т. 2. Л.: Наука, 1976. 316 с. — *Хмелев К. Ф.* О нахождении *Empetrum nigrum* L. в Добринском районе Липецкой области. — Научн. зап. Воронеж. отд. ВБО, 1968, с. 204—207. — *Хмелев К. Ф.* Анализ флоры болот Центрального Черноземья. — Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 1976, № 9, с. 57—66. — *Хмелев К. Ф.* Закономерности развития болотных экосистем (на примере Центрального Черноземья): Автореф. дис. . . . докт. биол. наук. М., 1980. 31 с. — *Юрковская Т. К.* О ключевых болотах Карелии. — Бот. журн., 1958, т. 48, № 4, с. 544—548. — *Юрковская Т. К.* Болота бассейна реки Сулы (геоботанический очерк). — В кн.: Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л.: Наука, 1977, с. 59—68. — *Юрковская Т. К.* Растительность и стратиграфия типов верховых и аапа болот северо-востока европейской части СССР. — В кн.: Болота европейского севера СССР. Петрозаводск: Изд-во Карел. фил. АН СССР, 1980, с. 18—42. — *Pedrotti F.* La scoperta della *Scheuchzeria palustris* L. nel Trentino. — Studi Trentini di Science Naturali, 1978, vol. 55, Acta Biologica, p. 3—9. — *Pedrotti F.* *Hammarbya paludosa* (L.) O. Kuntze specie nuova per la flora italiana. — Studi Trentini di Science Naturali, 1980, vol. 56 (1979), Acta Biologica, p. 37—43. — *Real P.* Les caractéristiques des tourbières de la chaine jurassienne. — Bul. Ecol., 1982, t. 13, N 2, p. 145—164.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 16 VI 1983.

УДК 582.662

Бот. журн., т. 69, № 10

Л. А. Галиева

К ВОПРОСУ О РАСПРОСТРАНЕНИИ *ATRIPLEX FOMINII* (*CHENOPODIACEAE*)

L. A. GALIYEVA. TO THE PROBLEM OF DISTRIBUTION OF *ATRIPLEX FOMINII* (*CHENOPODIACEAE*)

Отмечено новое для науки местонахождение *Atriplex fominii* в Казахстане, на побережье Аральского моря. Впервые приведен список растений сообществ лебеды — 43 названия.

В период экспедиций 1981—1983 гг. на восточном, северном и северо-западном побережьях Аральского моря был обнаружен вид, ранее не известный на территории Казахстана и не упомянутый В. П. Голоскоковым (1960) во «Флоре Казахстана». Это *Atriplex fominii* — лебеда Фомина, которая широко распространена на осушенном дне Аральского моря и бывшей прибрежной полосе (побережье 60-х годов). Она встречается на песках, часто на ракушечниках, супесях, суглинках, корковых и пухлых солончаках. На участках с выраженным микрорельефом селится по повышениям рельефа, на взморниковых полосах, по навеянным песчаным холмам и косам.

Впервые лебеда Фомина была описана с западного берега Каспийского моря М. М. Ильиным (1938 : 45) (цит. по: Пратов, 1972), позже была указана У. П. Пра-

товым (1972) для южного и восточного побережий Аральского моря (территория Каракалпакской АССР).

На осушенном дне Аральского моря лебеда Фомина может доминировать на значительных пространствах, в основном предпочитая более опресненные грунты легкого механического состава; отдельные ее экземпляры достигают высоты 80 см. Наряду с видами *Salicornia europaea*, *Suaeda salsa*, *S. acuminata*, *S. prostrata*, *Tripolium vulgare*, *Phragmites australis*, *Atriplex sphaeromorpha* лебеда Фомина является пионером зарастания вновь формирующейся суши.

В составе лебедовой формации насчитывается более 40 видов высших растений, преобладают представители семейства маревых. Проективное покрытие 5—50%. Лебедовники, по-видимому, стоит рассматривать как кратковременные пионерные группировки формирующейся растительности осушенного дна. Они частично создают среду (фон) для поселения многолетников. Поселение сарсазана, гребенщика, саксаула, селитрянки, песчаных кустарников или многолетних трав подчеркивает становление более устойчивой растительности и смену кратковременных сообществ пустынными субзональными. Урожайность — в среднем 14—15 ц/га. Лебеда Фомина — хорошее кормовое и сенокосное растение. Химический анализ аральских экземпляров дал следующие результаты (% на возд.-сух. вес), растения в стадии вегетации (май) содержат гигроскопической воды — 6.32, золы — 21.87, протеина — 10.69, жира — 4.35, клетчатки — 12.62, безазотистых экстрактивных веществ (БЭВ) — 41.10. Цветущие экземпляры (июль) дали гигроскопической воды — 6.58, золы — 21.30, протеина — 7.38, жира — 4.62, клетчатки — 11.52, БЭВ — 52.05. Анализ плодоносящих растений (октябрь) показал: гигроскопической воды — 7.15, золы — 21.84, протеина — 5.38, жира — 3.56, клетчатки — 13.62, БЭВ — 52.17.

Ниже приводится список видов, отмечаемых в сообществах *A. fominii*.

Asteraceae Dumort.

Karelinia caspia (Pall.) Less.
Lactuca tatarica (L.) C. A. Mey.
Senecio noeanus Rupr.
Tripolium vulgare Nees

Brassicaceae Burnett

Descurainia sophia (L.) Webb ex Prantl
Strigosella circinata (Bunge) Botsch.

Chenopodiaceae Vent.

Atriplex fominii Iljin
A. tatarica L.
Bassia hyssopifolia (Pall.) O. Kuntze
Climacoptera aralensis (Iljin) Botsch.
C. lanata (Pall.) Botsch.
Corispermum aralo-caspicum Iljin
Halocnemum strobilaceum (Pall.) Bieb.
Halostachys caspica (Bieb.) C. A. Mey.
Haloxylon persicum Bunge ex Boiss. et Buhse
Horaninovia ulicina Fisch. et Mey.
Petrosimonia triandra (Pall.) Simonk.
Salicornia europaea L.
Salsola australis R. Br.
S. nitraria Pall.
S. paulsenii Litv.
Suaeda acuminata (C. A. Mey.) Moq.
S. salsa (L.) Pall.

Fabaceae Lindl.

Alhagi pseudalhagi (Bieb.) Fisch.
Astragalus brachypus Schrenk
Eremosparton aphyllum (Pall.) Fisch. et Mey.

Frankeniaceae S. F. Gray

Frankenia hirsuta L.

Limoniaceae Lincz.

Limonium otolepis (Schrenk) O. Kuntze
L. gmelinii (Willd.) O. Kuntze

Nitrariaceae Lindl.

Nitraria schoberi L.

Poaceae Barnhart

Aeluropus littoralis (Gouan) Parl.
Eremopyrum orientale (L.) Jaub. et Spach
E. triticeum (Gaertn.) Nevski
Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Steud.
Puccinella distans (Jacq.) Parl.
Stipagrostis pennata (Trin.) de Winter

Polygonaceae R. Br.

Polygonum monspeliense Thieb. ex Pers.

Solanaceae Juss.

Lycium ruthenicum Murr.

Tamaricaceae Link

Tamarix elongata Ledeb.
T. hispida Willd.
T. laxa Willd.
T. ramosissima Ledeb.

Zygophyllaceae R. Br.

Zygophyllum oxianum Boriss.

Автор выражает благодарность У. П. Пратову за оказанную помощь при определении *A. fominii*.

ЛИТЕРАТУРА

Голоскоков В. П. Род лебеда — *Atriplex* L. — В кн.: Флора Казахстана, т. 3. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1960, с. 204—218. — *Пратов У. П.* Род лебеда — *Atriplex* L. — В кн.: Определитель растений Средней Азии, т. 3. Ташкент: Фан, 1972, с. 43—53.

Институт ботаники АН КазССР,
Алма-Ата.

Получено 11 XI 1983.

УДК 582.579.2(571.1/.5) Бот. журн., т. 69, № 10

В. М. Доронькин

IRIS LUDWIGII (IRIDACEAE) — НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ СИБИРИ

V. M. DORONKIN. *IRIS LUDWIGII (IRIDACEAE)* — A NEW SPECIES FOR THE FLORA OF SIBERIA

Обнаружен новый для флоры Сибири *Iris ludwigii*, ранее считавшийся эндемиком Казахской ССР. Приводятся некоторые эколого-морфологические особенности вида, а также данные по его фитоценотической приуроченности. Впервые указывается число хромосом. Приведена карта ареала.

Летом 1983 г. при проведении ботанических исследований в Алтайском крае был собран редкий вид — касатик Людвига *Iris ludwigii* Maxim.

Этот вид был описан К. И. Максимовичем (Maximowicz, 1880) по гербарным материалам Ю. В. Людвига из окрестностей Зыряновского рудника.

Максимович отмечает, что по окраске листьев *I. ludwigii* напоминает *I. ruthenica* Ker-Gawl., а по строению цветка — *I. pontica* Zapał. (=*I. humilis* Bieb.). W. Dykes (1913) и Г. И. Родионенко (1961, 1977) также считают этот вид родственным *I. pontica* и указывают при этом на сходство в строении цветка. *I. ludwigii* отличается от *I. pontica* наличием бородки из булавовидных одноклеточных волосков по центральной жилке наружных долей околоцветника, а также листочками обертки (которых обычно 3, они сложены вдоль, с килем по складке) и оранжевыми пыльниками с удлиненной верхушкой связника, а от *I. ruthenica* — четко выступающими 3—6 жилками на листьях и наличием двух цветков на сильно укороченном цветоносе, тогда как у *I. rithenica* цветонос длинный и одноцветковый (рис. 1).

Цитологически *I. ludwigii* не был исследован. В полевых условиях были зафиксированы корешки. Подготовку и окраску давленых препаратов производили по общепринятой методике (Смирнов, 1968). Результат исследований показал, что $2n=38$.

По литературным данным (Maximowicz, 1880; Крылов, 1907, 1929; Федченко, 1935; Поляков, 1958; Денисова, Белоусова, 1974; Белоусова, Денисова, 1976; Байтенов, 1981), вид встречается только по р. Бухтарме и на Нарымском хребте.

В гербарных материалах Центрального сибирского ботанического сада СО АН СССР, г. Новосибирск (NS), Ботанического института им. В. Л. Комарова

Рис. 1. *Iris ludwigii.*



АН СССР, г. Ленинград (LE), Главного ботанического сада АН СССР, г. Москва (МНА) имеется несколько гербарных образцов. К настоящему времени известны 8 местонахождений.

Исследованные экземпляры (specimina examinata). Восточно-Казахстанская область: окр. Зыряновского рудника, Ю. В. Людвиг (тип — LE); окр. пос. Малокрасноярск на р. Иртыш выше устья р. Бухтармы, в запущенном заросшем арыке, 16 VI 1925, В. И. Верещагин; Большенарымский р-н, окр. пос. Катон-Карагай, на степном лугу, 31 VIII 1926, он же; там же, щебнистые склоны, 5 VII 1927, № 27, он же; Нарымский хребет, берег. р. Курчум у пос. Маралиха, 28 VIII 1930, № 1499, А. Г. Борисова, Н. Ф. Гончаров; Самарский р-н, окр. пос. Подгорное, в кустарнике, по западному склону горы, 4 VI 1931, Б. К. Шишкин; Убинский р-н, окр. пос. Верхубинка, за р. Козлихой, вершина пригорка у подножья юго-восточного склона горы Лунихи, типчаковая ассоциация, 15 VI 1931, Е. И. Штейберг; Калбинский хребет, долина р. Черновой, Черновский бор, на склоне холмов, 13 VI 1939, П. Д. Юрченко. Алтайский край: Третьяковский р-н, окр. пос. Екатериновского, типчаково-осочковая каменистая степь с караганой, 9 VI 1983, В. М. Доронькин, В. В. Зуев (рис. 2).

Как показали наши наблюдения в окрестностях пос. Екатериновского и данные гербарных этикеток, *I. ludwigii* — мезоксерофит, обитающий на участках каменистых степей, приуроченных к склонам южных и юго-западных экспозиций и их шлейфов на высоте 250—300 м над ур. м.

Для иллюстрации фитоценотической приуроченности касатика Людвига приводим одно из описаний, сделанное 9 VI 1983 в окрестностях пос. Екатериновского Третьяковского р-на Алтайского края.

Типчаково-осочковая каменистая степь с *Caragana frutex* (Carex duriuscula+Festuca valesiaca—Caragana frutex). Проективное покрытие надземной части травостоя около 35%. Основная масса сосредоточена на высоте 15 см. Кроме

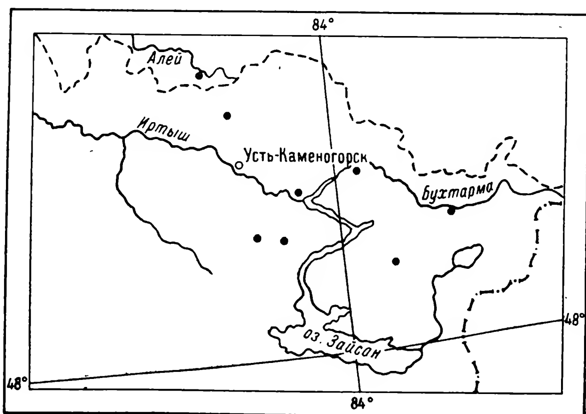


Рис. 2. Ареал *Iris ludwigii.*

доминантов, из злаков довольно обильно встречаются *Stipa capellata*, из разнотравья — *Phlomis tuberosa*, *Potentilla bifurca*, *P. chrysantha*, *Artemisia sericea*, *Dracocephalum moldavica*, *Iris ludwigii*, *Fragaria viridis*, *Nonea rossica*, *Lepidium densiflorum*.

Iris ludwigii — вид, в Сибири крайне редкий. По предложенной интегральной созологической оценке фитоценозов (Стойко, 1982), он относится к категории II — сообществ с тенденцией сокращения ареала под воздействием антропогенных факторов. По основным принципам классификаций редких и исчезающих видов растений, разработанных Центральной лабораторией охраны природы МСХ СССР (Денисова, Белоусова, 1971), необходимы абсолютная охрана этого узкоэндемичного вида и включение его в список для государственной охраны. Желательно установить периодический контроль за популяциями. Возможно, целесообразно организовать постоянный ботанический заказник. Требуется изучение этого вида в культуре, так как попытки его выращивания не всегда удаются (Родионенко, 1977), хотя есть отдельные сообщения о его культуре в ботанических садах (Байтенов, 1981).

Выражаю признательность сотруднику Центрального сибирского ботанического сада СО АН СССР В. В. Зуеву за оказанную помощь при составлении геоботанического описания.

ЛИТЕРАТУРА

Байтенов М. С. Касатик Людвига. — В кн.: Красная книга Казахской ССР, ч. 2. Растения. Алма-Ата: Наука КазССР, 1981, с. 36. — *Белоусова Л. С.*, *Денисова Л. В.* На разных широтах. М.: Лесн. пром-сть, 1976. 206 с. — *Денисова Л. В.*, *Белоусова Л. С.* Об охране ботанических объектов Средней Азии и Казахстана. — В кн.: Материалы совещания по охране объектов растительного мира республик Средней Азии и Казахстана. 8—11 IX 1969, Фергана. Ташкент: Фан, 1971, с. 36—42. — *Денисова Л. В.*, *Белоусова Л. С.* Редкие и исчезающие растения СССР. М.: Лесн. пром-сть, 1974. 152 с. — *Крылов П. Н.* Флора Алтая и Томской губернии, вып. 6. Томск., 1907, с. 1253—1534. — *Крылов П. Н.* Флора Западной Сибири, вып. 3. Томск, 1929, с. 337—718. — *Поляков П. П.* Сем. Касатиковые — *Iridaceae* Lindl. — В кн.: Флора Казахстана, т. 2. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1958, с. 232—253. — *Родионенко Г. И.* Род Ирис — *Iris* L. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 216 с. — *Родионенко Г. И.* Род *Iris* L. Ирис, или Касатик. — В кн.: Декоративные травянистые растения, т. 1. Л.: Наука, 1977, с. 225—274. — *Смирнов Ю. А.* Ускоренный метод исследования соматических хромосом плодовых. — Цитология, 1968, т. 10, № 12, с. 1601—1602. — *Стойко С. М.* Категоризация редких, уникальных и типичных фитоценозов и их интегральная созологическая оценка. — В кн.: Охрана растительных сообществ редких и находящихся под угрозой исчезновения экосистем. (Матер. I Всес. конф. по охране редких растительных сообществ. Москва, 19 X—2 XI 1981). М., 1982, с. 5—7. — *Федченко Б. А.* Сем. Касатиковые — *Iridaceae* Lindl. — В кн.: Флора СССР, т. 4. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1935, с. 498—588. — *Dykes W. R.* The genus *Iris*. Cambridge: Univ. Press, 1913. 245 p. — *Maximowicz C.* Diagnoses plantarum novarum asiaticorum. — Bul. Acad. Sci. Pétersb., 26, f. 3, 1880, p. 503—542.

Центральный сибирский ботанический сад СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 23 XI 1983.

УДК 582.669.2 (47+57)

Бот. журн., т. 69, № 10

В. П. Ткачик

DIANTHUS COLLINUS (*CARYOPHYLLACEAE*) — НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ СССР

V. P. TKACHIK. *DIANTHUS COLLINUS* (*CARYOPHYLLACEAE*) — A NEW SPECIES FOR THE FLORA OF THE USSR

Сообщается о находках нового для флоры СССР вида *Dianthus collinus* (*Caryophyllaceae*). Даны краткие описания обнаруженных местонахождений. Приводится список видов, произрастающих совместно с *D. collinus*.

Dianthus collinus Waldst. et Kit. произрастает в Румынии, Венгрии, северной части Югославии и на юго-востоке ЧССР (Prodan, 1953; Tutin, 1964). Местона-

хождения этого вида приурочены к западно-паннонским степным и субксерофильным сообществам (Kmetóvá, 1979).

D. collinus является аридным видом с европейским типом ареала южно-европейской группы распространения (Лазаренко, 1956; Малиновский, 1980).

В прошлом этот вид приводился для Украины многими исследователями вместо описанного Ю. Д. Клеоповым *D. eugeniae* Kleop. (Клоков, 1952). Последний иногда отождествляется с *D. fischeri* Spreng. (Вісюліна, 1965).

Клеопов (1932) подчеркивал, что *D. collinus* не произрастает на территории Украинской ССР и что за ее западными границами (в Галичине и Буковине) из близких к *D. collinus* видов встречается *D. glabriusculus* (Kit). Borb. Такого же мнения придерживался и Б. К. Шишкин (1936), который отрицал произрастание в СССР западных видов ряда *Versicolores* Schishk.: *D. sylvaticus* Hoppe, *D. seguieri* Vill. и *D. collinus*, но не исключал возможности находки *D. collinus* в Прибалтике. Надо полагать, что при этом Шишкин имел в виду *D. glabriusculus*, который принимается иногда за подвид *D. collinus*: *D. collinus* subsp. *glabriusculus* (Kit.) Soó, и который произрастает в Польской Народной Республике недалеко от территории Советской Прибалтики (Szafer, 1959). Таким образом, на основании пересмотра имевшихся материалов по роду *Dianthus* L. с территории европейской части СССР *D. collinus* был исключен из списков флоры Украины и всего Советского Союза. В связи с этим особый интерес приобретают наши находки *D. collinus* в Украинских Карпатах. Мы собирали этот вид в 1979 и повторно в 1980 гг. в окрестностях сел. Новица и Вистовая Калушского р-на Ивано-Франковской обл.[1]

В окрестностях с. Новица *D. collinus* произрастает на послелесных лугах, порубках и среди кустарников на правобережных склонах долины р. Ломницы (урочище Дубина). Вместе с *D. collinus* произрастают виды бореального и неморального элементов, образующие, как правило, мезофильные сообщества. Это: *Achillea millefolium* L.,[2] *Betonica officinalis* L., *Centaurea jacea* L., *C. phrygia* L., *Hieracium umbellatum* L., *Filipendula vulgaris* Moench, *Knautia arvensis* (L). Coult., *Lotus corniculatus* L., *Leucanthemum vulgare* Lam., *Medicago lupulina* L., *Melampyrum nemorosum* L., *Origanum vulgare* L., *Pimpinella major* (L.) Huds., *Plantago lanceolata* L., *Potentilla erecta* (L.) Raeusch., *Solidago virgaurea* L., *Stellaria graminea* L., *Succisa pratensis* Moench, *Trifolium pratense* L., *Veronica chamaedrys* L., *Viola canina* L., *Cruciata glabra* (L.) Ehrend., *Fallopia multiflora* (Thunb.) Czer., *Rhianthus minor* L., *Hypericum perforatum* L., *Campanula rapunculoides* L., *Centaurea scabiosa* L. и др. Неморальные виды преобладают по количеству и обилию.

В отдельных случаях *Dianthus collinus* произрастает в фитоценозах с участием монтанных и неморально-монтанных видов: *Polygonatum verticillatum* (L.) All., *Carlina acaulis* L., *Astrantia major* L.

В описываемом местонахождении на площади почти 100 га *Dianthus collinus* встречается единично.

Интересным является тот факт, что на указанной территории встречаются и другие виды, принадлежащие к аридному геоэлементу, в частности *D. glabriusculus* и *D. membranaceus* Borb., однако мы не отметили ни одного случая их совместного произрастания с *D. collinus*.

В окрестностях с. Вистовая мы собрали всего два экземпляра *D. collinus*, где он произрастал на лугах (*Arrhenathereta elatioris*), расположенных у пихтово-дубово-букового леса в долине р. Ломницы.

Обнаруженные нами местонахождения *D. collinus* дают основания утверждать, что западная граница его ареала находится на территории СССР и, наверно, в какой-то степени совпадает с границей Восточно-Карпатской горной подпровинции (Голубець, 1977).

Ниже приводим описание *D. collinus*.

Dianthus collinus Waldst. et Kit. 1802, Pl. Rar. Hung. 1 : 51, Prodan, 1953, Fl. Republ. Pop. Române, 11: 217; Tutin, 1964, Fl. Europ. 1 : 192. — *D. colli-*

---

[1] Выражаем глубокую благодарность О. М. Дубовик за большую помощь, оказанную нам при определении экземпляров растений рода *Dianthus*, собранных в Прикарпатье.

[2] Названия видов приведены по С. К. Черепанову (1981).

nus subsp. *collinus*: Kmetóvá, 1979, Acta Bot. Slov., ser. A, 5 : 142. — Гвоздика холмовая.

Многолетнее травянистое растение с прямостоячими или от основания восходящими, шероховатыми, в верхней части иногда ворсинчатыми, густо облиственными стеблями 20—80 (100) см выс. Листья линейно-ланцетные, заостренные, наиболее широкие в средней части, 3—5-жилковые, нижние 5—8, средние 2—5 мм шир. и 5—110 мм дл., по краям и жилкам шероховатые. Прицветники травянистые, зеленые, реже на верхушке фиолетовые, вытянутые в острие, достигают $^1/_2$—$^2/_3$ длины чашечки. Чашечка цилиндрическая, 1.4—1.8 см дл., голая, красновато-фиолетовая или зеленая и только на верхушке фиолетовая. Лепестки неравномерно-зубчатые, от розовых до розово-красных, пятнисто-узорчатые. Цветки собраны в вильчатые, почти щитковидные, верхушечные соцветия, 10—16 мм в диам.

Цв. VII—IX, пл. (VIII) IX—X.

Гербарные образцы *D. collinus* переданы в Гербарий Института ботаники им. М. Г. Холодного АН УССР.

ЛИТЕРАТУРА

Вісюліна О. Д. Родина Гвоздикові — *Caryophyllaceae*. — В кн.: Визначник рослин України. Київ: Урожай, 1965, с. 241—254. — *Голубець М. А.* Східнокарпатська гірська підпровінція. — В кн.: Геоботанічне районування Української РСР. Київ: Наук. думка, 1977. 303 с. — *Клеопов Ю. Д.* Огляд представників р. *Dianthus* України и суміжних місцевостей (Conspectus Diantorum Ucrainiae). — Вісн. Київ. бот. саду, 1932, вип. 14, с. 99—140. — *Клоков М. В.* Родина Гвоздикові — *Caryophyllaceae* Juss. — В кн.: Фл. УРСР, т. 4. Київ: Вид-во АН УРСР, 1952. 691 с. — *Лазаренко А. С.* Основні засади класифікації ареалів листяних мохів Радянського Далекого Сходу. — Укр. бот. журн., 1956, т. 13, № 1, с. 31—40. — *Малиновський К. А.* Рослинність високогір'я Українських Карпат. Київ: Наук. думка, 1980. 279 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Шишкин Б. К.* Сем. Гвоздичные — *Caryophyllaceae* Juss. — В кн.: Флора СССР, т. 6. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936, с. 386—870. — *Kmetóvá E. Dianthus segueri* Agg., *Dianthus collinus* Agg. v ČSSR. — Acta Bot. Slov., 1979, ser. A, 5, S. 119—147. — *Prodan I.* Genual *Dianthus* L. — In: Fl. Republ. Pop. Române, t. 2 / Ed. Acad. Republ. Pop. Române, 1953, S. 217—290. — *Szafer W.* Szata roślinna polski niżowej. — In: Szata roślinna Polski, t. 2. Warszawa: Panstwowe wydawnictwo naukowe, 1959. 337 S. — *Tutin T. G.* Genus *Dianthus* L. — In: Fl. Europaee, t. 1. Cambridge, 1964. 464 p.

Украинское общество охраны природы,
г. Калуш.

Получено 11 VII 1983.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 0.19.941 : 002.01 : 631.542 : 581.543

Н. Е. Булыгин. Биологические основы дендрофенологии. (Основные этапы и перспективы развития, методы, теоретическое и прикладное значение). — Л.: Изд-во Лен. лесотех. акад. 1982. 80 с. Т. 700. Ц. 20 коп.

A. A. YATSENKO-KHMELEVSKY. *N. E. BULYGIN.* BIOLOGICAL PRINCIPLES OF DENDROPHENOLOGY. 1982.

Автор рецензируемой книги — Н. Е. Булыгин — широко известен многочисленными публикациями в области фенологии, в том числе и тремя учебными пособиями, в которых изложен порядок наблюдений за сезонными явлениями у древесных растений, в значительной мере разработанный самим автором в итоге его более чем 20-летних работ в этой области (Булыгин, 1974, 1976, 1979). Эти методические работы постоянно цитируются в публикациях, посвященных тем или иным проблемам фенологии.

В рецензируемой работе, как явствует из ее подзаголовка, рассматриваются некоторые теоретические проблемы дендрофенологии. Автор совершенно справедливо отмечает, что фенология, т. е. наблюдение за сезонными изменениями растений, является, вероятно, одной из древнейших биологических наук, в своем первоначальном виде она восходит еще к каменному веку и получила свое литературное оформление почти одновременно с появлением письменности.

Историю фенологии в основном в нашей стране автор делит на 5 этапов, отчетливо показав, как фенология от достаточно элементарной формы — составление «календарей природы» (при всей своей элементарности, представляющего, однако, громадный и практический, и теоретический интерес) — становится все более комплексной (многопрофильной), связанной в своих методах и выводах с рядом других биологических дисциплин.

В работе подчеркнуто, что фенология, объектом которой являются по преимуществу те явления в жизни растения, которые бросаются в глаза и не представляют специфических трудностей при их фиксации (начало сокодвижения, роста и распускания почек и листьев, осеннего расцвечивания листьев и т. д.), вместе с тем выявляет и глубинные процессы жизни растения, их ритмичность, частью генотипически обусловленную, частью связанную с фенетикой, но в обоих случаях управляемую сложной системой включения тех или иных ферментов, строго локализованных в отдельных тканях и частях растения. Эта система, интенсивно исследуемая физиологами и биохимиками, нам до сих пор еще не вполне ясна, и недаром онтогенез растения рассматривается как одна из сложнейших проблем современной биологии.

Булыгин отмечает, что «морфогенез как процесс — структурен во времени» и онтогенез слагается из отдельных структурно-функциональных признаков, каждый из которых предопределен предыдущей фазой и в свою очередь определяет последующую фазу. Эта сопряженность отдельных фаз жизненного цикла растения, в которых внешний сигнал четко контролируется внутренним генетическим фактором, всегда должна учитываться при интродукции и особенно при интродукции древесных растений, система фенофаз которых запрограммирована особенно жестко.

Автор справедливо указывает, что эта закрепленность ритмики имеет не только видовой, но и популяционный характер, что всегда необходимо учитывать при семенном и вегетативном размножении растений, поэтому в рецензируе-

мом пособии обращается особое внимание на фенологическое исследование внутривидовой изменчивости древесных растений как в эколого-географическом, так и в сравнительно-флористическом плане. Совершенно очевидно, что даже небольшие различия в сроках пыления могут явиться решающим в создании генетической изоляции и, следовательно, мощным фактором видообразования.

В книге подробно разобраны прикладные аспекты дендрофенологии в лесном хозяйстве и в озеленении городов и населенных пунктов. Высказана также любопытная мысль, что при решении вопросов сохранения редких и исчезающих видов древесных растений очень часто узловым моментом становится выявление нарушения у них нормальных феноритмов, что может быть связано с изменением — скорее всего антропогенным — внешней среды или с прямым воздействием человека на те или иные фазы развития (например, сбор плодов или обрыв цветущих ветвей).

Все же наиболее интересна часть книги — ее последняя, четвертая глава, где рассматривается разработанная автором «территориально-феноиндикационная система», под которой понимается строго аргументированный — биологически, географически и математически — фенологический календарь, позволяющий предугадать на основе предшествующих фенофаз их последующее прохождение. Такие территориально-феноиндикационные системы (ТФС) могут быть составлены для каждой конкретной геосистемы. В качестве примера автор приводит ТФС Ладого-Ильменский флористический район (по С. Я. Соколову и О. А. Связевой), для которого он математически обработал 30-летние данные (1950—1980 гг.). Для этого региона предусмотрено 4 сезона, 13 подсезонов и 22 феноэтапа, в которых учитываются 10 фенофаз, а в качестве феноиндикаторов отобрано 12 древесных и кустарниковых пород.

Составленные корреляционные уравнения связи позволяют с высокой степенью достоверности по предшествующим фенофазам (данного года, например начала сокодвижения, или года прошлого, например зацветания) прогнозировать наступление следующих фенофаз, и это, в частности, доказывает, что при условии однажды запущенного механизма срок наступления любой фенофазы может быть сокращен или растянут внешними условиями только в определенных, достаточно узких пределах. Обширный табличный материал, приведенный в этой главе, иллюстрирует выявленные автором и его сотрудниками закономерности.

В целом книга Булыгина подводит некоторые итоги очень большой и очень вдумчивой работы, позволившей автору увязать такую классическую, такую традиционную науку, как фенология, с проблемами современной биологии и тем самым поднять фенологию на принципиально новый, более высокий уровень. Рассматриваемая в таком плане фенология имеет все основания превратиться в одну из наиболее актуальных биологических дисциплин. Такая «новая фенология», оснащенная математическим аппаратом и увязанная с физиологией растений, определяя значительное число аспектов рационального использования растительного покрова Земли, может и должна сыграть серьезную роль в решении очень многих вопросов его изучения и охраны. В этом смысле небольшое учебное пособие, написанное Булыгиным, заслуживает высокой оценки.

Эта высокая оценка, впрочем, не мешает отметить в книге и некоторые недостатки. Первый из них — это очень странное отношение к цитируемой литературе. В тексте упомянуты многие авторы, часть из которых сыграли большую роль в становлении фенологии как науки. К сожалению, их работы в список литературы не попали. Список этот по замыслу предназначен не только для студентов, но и аспирантов, и непонятно, почему автор считает, что аспиранты (да и студенты) не интересуются литературой. Исторический очерк, занимающий большое место в рецензируемом учебном пособии (что, надо думать, вполне правильно), в основном ориентирован на русскую и советскую науку, иностранные работы в нем упоминаются скорее вскользь. Вероятно, это оправдано, так как за рубежом есть ряд пособий, в которых приведена история фенологии на Западе, обычно с полным забвением того, что делалось и делается у нас. Но тогда это следовало бы специально оговорить. Было бы весьма желательно,

чтобы автор, расширив и дополнив книгу материалом других опубликованных им пособий, издал бы ее в одном из больших издательств — необходимость в такой книге есть.

А. А. Яценко-Хмелевский.

Ленинградская лесотехническая академия. Получено 8 XII 1983.

УДК 0.19.941 : 002.01 : 581.526.53 (517.3) Бот. журн., т. 69, № 10

Пустынные степи и северные пустыни Монгольской Народной Республики. Ч. 1. Природные условия (Булган Сомон). — 1980. Л.: Наука. 182 с. Ц. 2 р. 40 к. Т. 700. **Ч. 2. Стационарные исследования (Булган Сомон).** — 1981. Л.: Наука. 269 с. Ц. 3 р. 40 к. Т. 600.

T. A. RABOTNOV (*A REVIEW*). DESERT STEPPES AND NORTHERN DESERTS OF THE MONGOLIAN PEOPLE'S REPUBLIC. PART. 1, 1980. 182 p.; PART 2, 1981. 269 p., L., NAUKA.

В рецензируемых книгах сведены основные результаты исследований, проведенных Советско-Монгольской комплексной биологической экспедицией в пустынно-степной зоне Монголии (Булган Сомон Южно-гобийского аймака МНР) с 1970 по 1976 г. В первой части описаны физико-географические условия изученной территории (рельеф, почвы), растительность, животный мир, кормовые угодья, приведены эколого-физиологическая характеристика растений (водный режим, фотосинтез, семенное размножение), карта растительности (масштаб не указан). Во второй части дана характеристика климата изученного региона и представлены результаты разносторонних исследований на двух стационарах: в брахантемово-реомюриевой с кустарниками остепненной пустыне и в холоднополынно-змеевково-ковыльковой с караганой пустынной степи.

В работе экспедиции принимали участие геоморфологи, климатологи, почвоведы, ботаники (включая экофизиологов), зоологи, микробиологи. Ботанические исследования, выполненные в основном сотрудниками Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, включали изучение основных вопросов экологии и биологии растений, а также разносторонние фитоценотические исследования. В крайне трудных для работы условиях участники экспедиции собрали огромный и очень ценный фактический материал (цифровые данные сведены в первой части монографии в 60, а во второй — в 80 таблицах). Не возникает сомнения в том, что результаты ботанических исследований, содержащиеся в рецензируемых книгах, представляют выдающийся вклад в познание растительности и флоры Монголии; они имеют значение и для анализа растительности других аридных регионов.

Рассмотреть и прокомментировать все, что сделано ботаниками экспедиции, в краткой рецензии невозможно. Есть смысл остановиться на результатах изучения семенного размножения растений. Этому вопросу в монографии уделено особое внимание. И это естественно, поскольку преобладающее число видов (если не все или почти все), входящих в изученные фитоценозы (деревья, кустарники, кустарнички, полукустарнички, поликарпические травы и, конечно, однолетники), размножаются исключительно или почти исключительно семенами; у них отсутствуют специализированные органы вегетативного размножения или размножение при помощи этих органов выражено плохо. По-видимому, такое положение характерно для многих фитоценозов аридных областей и вызвано неблагоприятным водным режимом почв. Только там, где условия обеспечения растений водой более благоприятны (песчаные почвы, места, нарушенные роющими животными, участки, где на поверхности почвы накапливаются отмершие надземные органы), вегетативное размножение растений выражено достаточно хорошо. Правда, по наблюдениям в Гоби, ряд видов поликарпических трав и некоторые полукустарнички способны образовывать корневые

отпрыски, но они, по-видимому, у большинства видов не являются органами вегетативного размножения, а сформировались как приспособление для выживания «в условиях постоянного развеевания (оголения) и засыпания каудекса (многолетней стеблевой части), а также отчуждения (обкусывания) почек возобновления животными» (ч. 1 : 50).

В программу изучения семенного размножения входили следующие вопросы: цветение и опыление, семенная продуктивность, распространение диаспор, запасы жизнеспособных семян в почве, всхожесть и прорастание семян, появление всходов и их приживание, состав ценотических популяций. Вряд ли кто изучал семенное размножение растений природных фитоценозов столь разносторонне, как сотрудники Советско-Монгольской экспедиции.

Условия опыления цветков из-за особенностей климата Северной Гоби весьма неблагоприятны. Одно из приспособлений к ним — длительный период цветения многих видов растений, что определяет возможность опыления при кратковременном наступлении для него подходящих условий. Установлены сезонные перерывы в цветении: прекращение его и возобновление при изменении ситуации в благоприятном отношении. Многие виды перешли к автогамии, в том числе к образованию клейстогамных цветков (некоторые злаки). В то же время обнаружен высокий процент энтомофильных, в том числе облигатно энтомофильных видов. Это дает основание предположить, что формирование флористического состава изученных фитоценозов происходило в иных, отличающихся от современных условиях.

Взрослые особи многих видов цветут не каждый год, а с перерывами. Так, у ковыля гобийского *Stipa gobica* за 6 лет наблюдений лишь в один год цвело 15% взрослых особей, а в остальные годы лишь 1—2% их развивали генеративные побеги. «Ковыльные годы», т. е. цветение всех или почти всех взрослых особей ковыля гобийского, не наблюдались. То же происходит в других регионах с достаточно экстремальными условиями произрастания растений.

Семенная продуктивность и урожай семян за период наблюдений у большинства видов были незначительными. Исключение составляла змеевка джунгарская *Cleistogenes songorica*, семенная продуктивность которой за счет плодов, образующихся из клейстогамных цветков, была высокой.

Большой интерес представляют данные о запасе семян в почве. Несмотря на разреженную растительность, низкую семенную продуктивность, а также поедание семян животными, их количество в почвах изученных участков было довольно значительным: на пустынно-степном участке оно колебалось по годам от 483 до 967, а на пустынном — от 258 до 796 на 1 м². Во всяком случае семян было не меньше, чем в почвах пустынных биогеоценозов Узбекистана и Туркмении, где условия произрастания менее экстремальны, чем в Монголии. В почве пустынного участка преобладали семена однолетников, а в почве пустынно-степного — змеевки джунгарской.

Установлено неравномерное пространственное распределение семян: наибольшее их количество, особенно семян однолетников, было приурочено к дерновинам злаков, в которых они задерживались при перемещении ветром. Так, по наблюдениям в 1970 г., в пустынно-степном биогеоценозе в горизонте почвы 0—5 см в расчете на 1 м² обнаружено следующее количество живых семян: в дерновинах *Cleistogenes songorica* — 153, *Aristida heymannii* — 1410, *Eragrostis minor* — 764, а между их дерновинами соответственно — 21, 34 и 214. Это обстоятельство, очевидно, следует принять во внимание при разработке методики взятия проб почвы для выяснения содержания семян. Из данных, приведенных в монографии, однако, неясно, как распределялись семена в почве под дерновинами злаков: задерживались ли они полностью в надземной части дерновин или проникали в почву. По наблюдениям И. Д. Богдановской-Гиенэф (1954), на лугах Ленинградской обл. жизнеспособных семян в почве под дерновинами *Deschampsia cespitosa* было меньше, чем между дерновинами; очевидно, дерновины щучки дернистой затрудняли их проникновение в почву. Основные запасы семян и на пустынно-степном, и на остепненно-пустынном участках были сосредоточены в горизонте почвы 0—5 см; в горизонте 5—10 см обнаружено очень незначительное число семян некоторых видов; каким путем они попали на эту глубину неясно.

Наряду с живыми семенами в почве было обнаружено много нежизнеспособных семян. В большинстве случаев их было больше (иногда значительно), чем жизнеспособных. Так, в почве пустынной степи в 1970 г. живых семян было 483, нежизнеспособных — 579 экз/м², а в 1971 г. — соответственно 967 и 1453; в почве остепненной пустыни в 1971 г. — 364 и 1311, в 1972 г. — 258 и 478. В почве пустынной степи нежизнеспособные семена обнаружены у 4 видов, а остепненной пустыни — у 7. Таким образом, учет общего запаса семян в почве без подразделения их на жизнеспособные и нежизнеспособные может дать неверное представление о значении имеющихся в почве семян для семенного размножения растений.

Весьма обстоятельно изучены всхожесть и прорастание семян и установлено, что семена многих видов гобийских растений обладают высокой (81—100%) или относительно высокой (61—80%) всхожестью. Выделены 3 типа семян по длительности, скорости и энергии их прорастания. На основании наблюдений над появлением и приживанием всходов сделан вывод: «Возобновление доминирующих видов в сообществах пустынно-степной зоны. . . происходит нерегулярно, массовое появление всходов многолетних растений, по-видимому, бывает весьма редко, а выживаемость всходов слабая» (ч. 1: 175). Этот вывод согласуется с результатами наблюдений, проведенных в аналогичных фитоценозах в других регионах.

Очень интересны данные о возрастных спектрах основных видов брахантемово-реомюриевой с кустарниками остепненной пустыни (*Brachanthemum gobicum*, *Reaumuria songarica*, *Salsola passerina*) и холоднополынно-змеевково-ковыльковой с караганой пустынной степи (*Stipa gobica*, *Cleistogenes songorica*, *Allium polyrrhizum*, *Artemisia frigida*). Выделены следующие возрастные группы особей: всходы, виргинильные, 4 группы генеративных, сенильные особи. К сожалению, не выделена группа особей, находящихся в состоянии «вторичного» или, может быть, правильнее сказать, «вынужденного» покоя. Такие особи хорошо представлены в изученном пустынном фитоценозе, но, вероятно, входили в состав ценопопуляций растений пустынной степи. Отмечено, «что все особи ценопопуляции могут покоиться в крайне сухие годы только у немногих видов — *Rheum nanum*, *Allium anisopodum*. У остальных покоятся только отдельные особи, причем не только в наиболее сухих местообитаниях» (ч. 2: 36). Однако, по-видимому, в пределах учетных площадок не только у двух видов все особи находились в покоящемся состоянии. Об этом можно судить по изменению числа видов от года к году на трансектах. Так, на трансекте, заложенном на сухих микроповышениях (площадь учета 100 м²), число видов изменялось от 15 в 1970 г. до 28 в 1976 г., а на трансекте в микропонижениях (площадь учета — 50 м²) с 30 в 1972 г. до 24 в 1974 г. (ч. 2: 97). Так как инвазия видов не происходила, то очевидно, что в покоящемся состоянии на первом трансекте в 1970 г. находилось 13 видов, а на втором в 1974 г. — 6. Возможно, что некоторые из этих видов были однолетними. Установлено, что их особи могут пребывать в покоящемся состоянии до трех, а возможно, и более лет. Среди видов многолетних растений со взрослыми особями, переходящими в состояние покоя, имеются не только травы, но и полукустарнички и кустарники. Наблюдаемые от года к году значительные колебания числа видов на учетных площадках означают, что в отдельные годы геоботанические описания не отражают полностью флористического состава фитоценозов и, следовательно, такие описания вряд ли можно использовать для установления соответствующих синтаксонов на основе флористического состава сообществ.

Авторы монографии вслед за А. А. Урановым выделяют возрастную группу «виргинильных» особей. Но если признать правильным выделение в жизненном цикле растений «виргинильного периода» (а авторы соответствующих разделов монографии это признают), то очевидно, что все особи в пределах этого периода (в том числе всходы, ювенильные, имматурные) следует относить к виргинильным, а названные таковыми более точно называть «взрослыми виргинильными» (Работнов, 1950). Правда, Уранов (1975) предпочитал говорить о «прегенеративном» периоде вместо виргинильного. Однако прегенеративный период может быть только у особей, достигающих генеративного состояния, а в природных фитоценозах не менее 90, а часто 99% и более особей многолетних растений,

развившихся из семян, отмирают до наступления генеративного состояния, поэтому нельзя называть такие особи прегенеративными.

В пределах генеративного периода принято выделять 3 подпериода. В их наименовании нет единообразия. Первоначально они были названы периодами нарастания генеративной мощности, жизненной кульминации, дряхления (Работнов, 1949). Затем Н. В. Трулевич (1960) предложила назвать эти группы особей молодыми генеративными, средневозрастными генеративными и стареющими. Эти наименования были приняты Урановым и его сотрудниками и используются авторами рецензируемой монографии. Однако только название третьей группы «стареющие» отражает существенный признак состояния особей. Названия же первых двух групп нельзя признать удачными. Это, очевидно, учел Уранов (1975), предложивший называть группы генеративных особей ранними, зрелыми, поздними, что не получило признания. Более точно отображают возрастное состояние следующие наименования подпериодов: начальный (нарастание генеративной и вегетативной мощности особей), жизненной кульминации, старения (снижение генеративной и вегетативной мощности). При характеристике этих подпериодов принимаются во внимание частота и длительность перерывов в цветении. В монографии выделена четвертая возрастная группа генеративных особей — старые генеративные особи. Против ее выделения возражений нет. Вообще не следует догматически воспринимать установленную в настоящее время систему возрастных групп особей, а в зависимости от биологических особенностей видов, в частности от длительности их виргинильного и генеративного периодов, а также от условий произрастания можно выделять в пределах конкретных ценопопуляций то большее, то меньшее число возрастных групп особей. Так, у монокарпиков может быть только одна возрастная группа генеративных особей; у растений с генеративным периодом всего в несколько лет нет смысла подразделять его на 3 подпериода. Нередко не представляется возможным выделять имматурные особи и т. д. Кроме того, следует иметь в виду, что выделенные по морфологическим признакам стареющие, старые и сенильные особи иногда следует отнести к квазистареющим, квазистарым и к квазисенильным, так как при перемещении их в более благоприятные условия обитания (или при изменении условий произрастания в благоприятном направлении) они приобретают признаки, свойственные особям более молодых возрастных групп.

Изученные ценопопуляции гобийских растений отнесены к неполночленным, так как в их состав входят особи не всех возрастных групп растений. Отсутствие сенильных особей не дает основания считать их неполночленными, так как не у всех видов выражен сенильный период жизни их особей. Вряд ли правомерно рассматривать ценопопуляции растений аридных регионов, как неполночленные, если в их составе в момент изучения отсутствуют всходы, ювенильные и имматурные растения, так как успешное семенное размножение здесь осуществляется с интервалами нередко в 10 лет и более. Отсутствие в них в течение многих лет подроста следует признать нормальным явлением. По существу неполночленны только ценопопуляции инвазионного и регрессивного типов, а изученные в Гоби должны быть отнесены к гомеостатическому (нормальному) типу, но с флуктуационно неполночленным составом, они полночленны периодически. Есть основание различать гомеостатические ценопопуляции с флуктуационно переменным и устойчивым составом. У однолетних растений флуктуационное состояние характеризуется соотношением численности жизнеспособных семян в почве и особей в активном состоянии, в том числе сформировавших генеративные побеги. У многолетних растений оно характеризуется выраженностью группы подроста, в том числе временной неполночленностью состава, численностью генеративных особей и особей в состоянии вынужденного покоя. Естественно, что временная неполночленность может проявиться лишь в ценопопуляциях долголетних растений. В связи с этим очень важно хотя бы приблизительно иметь представление о длительности жизни растений; к сожалению, таких сведений в рецензируемой монографии нет.

В результате проведенных исследований получены ценные данные о вертикальной и горизонтальной структуре изученных фитоценозов пустынной степи и остепненной пустыни. С представлением авторов о ярусном расчленении этих

фитоценозов согласиться, однако, нельзя. В их состав входят виды, относящиеся к различным жизненным формам, что является существенной предпосылкой для проявления ярусности, но отсутствует другое важное условие — достаточная сомкнутость растительного покрова. Из данных, приведенных в монографии, можно заключить, что надземная ярусность в изученных фитоценозах не выражена, а это является не менее существенным признаком структуры, чем ее выраженность. Что касается подземной ярусности, то еще М. С. Шалыт на основе результатов обширных исследований в луговых, степных, полупустынных и пустынных фитоценозах установил (за редким исключением) ее отсутствие. В то же время в монографии приведены очень интересные данные о выделении биогеоценотических горизонтов, причем каждый горизонт охарактеризован по участию в нем растительного компонента, т. е. по сути дела выделены и охарактеризованы фитоценотические горизонты, что дает достаточно полное представление о вертикальной структуре фитоценозов.

О детальности исследования фитоценозов можно судить по перечню изученных вопросов: флористический состав, численность компонентов, ботанико-географическая и эколого-биоморфологическая характеристики компонентов (географические элементы, геофитоценотические типы, жизненные формы, антэкологические группы, экодиаспорные группы, фенологическое развитие, феноритмотипы, особенности цветения), фитоценотипы (состав, эколого-биологическая характеристика основных фитоценотипов), ценопопуляции основных растений, семенное возобновление, размещение растений и горизонтальное строение сообществ, вертикальное размещение фитомассы, синузиальное сложение.

Эколого-биоморфологическая характеристика дана для 6 видов. Помимо подробного рассмотрения биоморфологии, фенологии, семенного размножения, охарактеризованы водный режим, фотосинтез, химический состав, продуктивность, хозяйственная ценность каждого вида. По сути дела это 6 кратких, но содержательных монографий.

К сожалению, в монографии ничего не сказано о мхах, лишайниках, водорослях. Лишайники присутствуют в напочвенном покрове в фитоценозах Гоби (Walter e. a., 1983), нет сомнения, что присутствуют и водоросли (Новичкова-Иванова, 1980). В разделах, посвященных фотосинтезу, нет указаний, по какому пути (C_3 или C_4) осуществляют фотосинтез гобийские растения.

Следует признать правильным предложение Е. М. Лавренко заменить название «опустыненные степи» на «пустынные степи». Слова «опустыненный», «остепненный» означают, что происходил процесс «опустынивания» или «остепнения» ранее не опустыненных или не остепненных фитоценозов, в то время как они могли возникнуть и, вероятно, в большинстве случаев возникли как переходные образования, как проявление непрерывности растительного покрова. Однако в монографии сохранено название «остепненная пустыня», хотя, следуя Лавренко, надо было говорить о «степной пустыне». В одном из устных выступлений Л. Г. Раменский предложил вместо слова «остепненный» употреблять слово «степистый»; «степистая пустыня» звучит как будто лучше, чем «степная пустыня».

Остановимся на некоторых терминах, использованных в монографии. В ней часто употребляется термин «жизненность», хотя правомернее было бы говорить о «жизненном состоянии». Представляется целесообразным под «жизненностью» (жизнеспособностью) понимать генетически обусловленную способность видов или внутривидовых таксонов успешно произрастать и занимать определенное место в фитоценозах в соответствующих условиях среды, а термин «жизненное состояние» применять к особям и ценотическим популяциям для характеристики степени развитости их надземных и подземных органов (угнетенность, нормальное или пышное развитие). В ряде мест для обозначения разносемянности употреблен термин «гетерокарпия» (т. е. разноплодие), тогда как следовало бы говорить о гетероспермии. Есть смысл остановиться на термине «обилие», широко используемом в нашей литературе. В русском языке «обилие» означает большое количество чего-либо или кого-либо, поэтому неправомерно говорить о «малообильных» видах (ч. 2: 239) или об «относительном обилии» видов с участием в урожае 0.8—1.1% или в общей численности особей 0.4—2.3% (табл. 72, ч. 2).

Вместо «обилие» в узком смысле следует говорить о «численности», а в широком — об «участии в покрытии, продукции и др.». Нецелесообразно применять термин «микробиоценоз». Он был использован В. Н. Сукачевым (1964 : 24) только потому, что микроскопические организмы «как по методам изучения, так и по взаимодействию с другими организмами очень специфичны». Многие таксономические группы микроорганизмов, входящие в состав биоценозов, не находятся во взаимодействии с другими группами, поэтому нет оснований выделять совокупность микроорганизмов в пределах какого-либо биоценоза как особый ценоз; правомернее говорить о «микробиоте», или «бактериобиоте», а для грибов — о «микобиоте». Так как в настоящее время все большее признание получает выделение грибов и прокариотов в особые царства организмов, то нельзя говорить о «коэффициенте флористического сходства» среди микроорганизмов (ч. 2 : 244), лучше — «коэффициент видового сходства».

В целом же рецензируемым книгам следует дать самую высокую оценку. По полноте программы изучения растений и фитоценозов, по тщательности наблюдений, по обилию ценнейшего фактического материала рецензируемые книги с результатами ботанических исследований Советско-Монгольской экспедиции могут быть сопоставлены с «Биокомплексными исследованиями в Казахстане», что вполне естественно, так как и в Монголии, и в Казахстане основные ботанические исследования проводили одни и те же ботаники (З. Г. Беспалова, И. В. Борисова, Т. К. Гордеева, Е. М. Лавренко, Т. А. Попова).

ЛИТЕРАТУРА

Богдановская-Гиенэф И. Д. Семенное возобновление в луговых ценозах лесной зоны. — Учен. зап. ЛГУ, 1954, № 167, сер. биол. наук, вып. 34, с. 3—47. — *Новичкова-Иванова Л. Н.* Почвенные водоросли фитоценозов Сахаро-гобийской пустынной области. Л.: Наука, 1980, 255 с. — *Работнов Т. А.* Основные вопросы и методы изучения жизненного цикла многолетних травянистых растений и состава их популяций. — Науч.-метод. зап. Главн. управл. по заповедникам, 1949, вып. 12, с. 41—48. — *Работнов Т. А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. — Тр. Бот. ин-та АН СССР, 1950, сер. 3, вып. 6, с. 7—204. — *Сукачев В. Н.* Основные понятия лесной биогеоценологии. — В кн.: Основы лесной биогеоценологии / Под ред. В. Н. Сукачева и Н. В. Дылиса. М.: Наука, 1964, с. 5—49. — *Трулевич Н. В.* Строение куста и состав популяции полыни тяньшанской в ряду пастбищной дигрессии. — Учен. зап. факульт. естествозн. Моск. гос. пед. ин-та им. В. И. Ленина, 1960, вып. 4, с. 107—129. — *Уранов А. А.* Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. — Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 1975, № 3, с. 7—34. — *Walter H.*, *Box E. O.*, *Hilbig W.* The deserts of Central Asia. — In: Temperate deserts and semideserts / Ed. by N. E. West. Amsterdam, 1983, p. 193—236.

Т. А. Работнов.

Московский государственный университет.

Получено 17 V 1983.

УДК 0.19.941.002 : 631.542 (571.1/.5)

Бот. журн., т. 69, № 10

Коропачинский И. Ю. Древесные растения Сибири. — Новосибирск: Наука, 1983. 384 с. Т. 1200. Ц. 5 р. 80 к.

A. L. LYPA, I. S. IVCHENKO. *I. YU. KOROPACHINSKY*. WOODY PLANTS OF SIBERIA. 1983.

Публикация дендрологических сводок, построенных по ботанико-географическому принципу, представляющих в первую очередь специфическое обобщение материала, важного для современного флористического изучения конкретных регионов СССР, в последние годы становится довольно редкой. Чаще подобные монографии появлялись в нашей стране в период издания главнейшей дендрологической работы — «Деревья и кустарники СССР» (1949—1965). Примерно в это же время вышли многочисленные региональные «Флоры», которые более

или менее успешно подводили итоги многолетних исследований, в целом обобщенных во «Флоре СССР».

В связи с этим выход в свет работы, посвященной обширнейшему природному региону СССР, древесные растения которого были явно недостаточно изучены с флористической и систематической точек зрения, необходимо всячески приветствовать. Безусловно более развернутый и детальный анализ приводимого в рецензируемой книге И. Ю. Коропачинского материала по флоре деревьев и кустарников будет проведен естествоиспытателями Сибири, где ботанико-географические и флористические традиции всегда были крепки. Мы, руководствуясь в первую очередь гербарными данными, в частности именного гербария Н. С. Турчанинова, и коллекций гербария мировой флоры, хранящихся в Гербарии Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР, а также литературными сведениями, попытаемся сделать лишь общий обзор этой капитальной работы, которую рассматриваем прежде всего как пример современного этапа исследований одной из арборифлор СССР.

Необходимость изучения древесных растений Сибири автор кратко обосновывает в «Предисловии» (с. 3—6). Здесь же он освещает общую структуру своей работы, подробнее останавливаясь на важном вопросе разделения древесных растений на биоморфологические группы. Эти группы вполне традиционны: деревья первой и второй величин, деревья третьей величины и крупные кустарники, кустарники второй-четвертой величин, кустарнички, полукустарники и лианы. Подобный обобщенный биоморфологический анализ несомненно приемлем при флористическом исследовании таких крупных территорий, как Сибирь. Можно выразить сожаление лишь о том, что автор не уделил должного внимания проблеме четкого размежевания травянистых и древесных растений. Этот недостаток явственно прослеживается на конкретном материале, например в монографии фигурирует полукустарничек *Astragalus stenoceras* C. A. Mey. (с. 258), который наряду с некоторыми другими растениями (например, представителями родов *Thymus* L., *Potentilla* L. и др.), согласно приведенной выше градации, вводить в книгу не следовало бы.

В следующем разделе (с. 7—18) автор кратко проследил историю изучения арборифлоры Сибири, подчеркнув, что лишь на протяжении двух последних десятилетий она стала объектом специальных исследований. Коропачинский упоминает об основных флористических, геоботанических и прочих работах различного территориального охвата, опубликованных по 1979 г. включительно, среди которых особенно привлекают внимание сведения о малоизвестных и труднодоступных архивных материалах XVII—XIX вв., оставленных как классиками отечественной ботаники, так и учеными, внесшими более скромную лепту в богатую историю изучения древесных растений Сибири.

В начале следующего раздела «Физико-географическая характеристика Сибири» автор рассматривает основные особенности природы района исследований, а затем, взяв за основу ботанико-географическое районирование Сибири, разработанное Л. И. Шумиловой (1962), переходит к сравнительному анализу физико-географических особенностей выделенных ею восьми макропровинций, сопровождая текстовую часть таблицами с климатическими данными. Конечно, очень ценным было бы проведение автором оригинального районирования, тем более что накопленные физико-географические и эколого-ценотические данные наряду с полученными дендрофлористическими сведениями могут служить для этого прямыми предпосылками. Однако, как видно из этого раздела, Коропачинский довольно скептически относится к флористическому, а стало быть, и дендрофлористическому или дендрологическому районированию. Это приводит его к недостаточно обоснованному заключению о том, что никаких схем флористического районирования не существует, и к довольно декларативному и слишком категоричному высказыванию, что «резкой границы между „ботанико-географическим" и „флористическим" районированием нет и быть не должно» (с. 24). Вполне очевидно, что такое утверждение является по меньшей мере спорным.

Естественным представляется переход от традиционных для региональных флористических работ вступительных разделов монографии к главной ее части — «Обзор видов арборифлоры Сибири» (с. 41—343). Автор приводит информативно

емкие статистические данные по систематическим, экологическим, биоморфологическим особенностям дендрофлоры. Затем следует таблица для определения семейств, включающих виды древесных растений (по итоговым данным в арборифлоре Сибири насчитывается 375 видов, принадлежащих к 122 родам и 40 семействам). Далее почти на 300 страницах размещен аннотированный конспект родов и видов древесных растений Сибири, расположенных в алфавитном порядке. После упоминания таксонов высшего ранга приводятся краткие характеристики каждого семейства, где отмечается в основном эколого-ценотическая роль их представителей. Следует сказать, что не всегда правильно указываются авторы семейства, а в некоторых случаях ссылки на них вообще отсутствуют. Для родов, пронумерованных в пределах семейств, помещены определительные таблицы. После русского (иногда по недосмотру пропущенного) и латинского названий родов и латинского названия видов следуют развернутые характеристики последних, также в свою очередь пронумерованных внутри родов. Эти характеристики начинаются сводом ссылок на основные флористические и дендрологические издания в нашей стране и включают разнообразнейшие данные по экологии, фитоценологии, хорологии, фенологии, кариологии, интродукции, зеленому строительству, систематике древесных растений. Все эти данные, накопленные Коропачинским и другими исследователями по перечисленным разделам ботаники, составляют основную ценность рецензируемой книги и имеют большое значение для различного рода исследовательских работ биологического профиля как в Сибири, так и за ее пределами. К сожалению, характеристики морфологических особенностей видов автор составлял, по-видимому, не всегда внимательно, и при сравнении таковых в ключах и описаниях можно заметить некоторые расхождения. Кроме того, при указании числа родов в семействах и видов в родах не всегда оговорено, что речь идет только о древесных растениях Сибири, поэтому указания, что «в семействе один род» (с. 292) (сем. *Cornaceae*) или «в составе рода один вид» (с. 284) (род *Tilia*) не соответствуют действительности.

Можно выразить также некоторую неудовлетворенность и тем, что в видовых характеристиках слишком преобладает стиль констатации фактов, приведенный богатый материал почти не анализируется. Например, автор начисто отказался от возможности внести свой вклад в систематику древесных растений Сибири и ограничился в основном использованием для систематических целей общеизвестных монографических флористических работ. При этом Коропачинский в характеристиках видов постоянно говорит о полиморфизме одних из них, критическом состоянии других, недостаточной изученности третьих и т. д., но какие-либо конкретные выводы и предложения по этому поводу мы почти не встречаем. Своеобразный нейтралитет автора в этом плане заметен и в принятой в монографии схеме цитирования систематических и флористических источников после видовых названий: ссылки на первоисточники, кроме некоторых недавно описанных видов, не приводятся, а в связи с тем, что строго выдерживается последовательность цитирования вначале «Флоры СССР», затем «Деревьев и кустарников СССР» и некоторых других сводок, нарушается общепринятая в таких работах хронологическая последовательность цитируемых изданий.

Вместе с тем вклад автора в изучение современного распространения древесных растений Сибири достаточно весом. Местонахождения всех (!) представителей арборифлоры нанесены на картосхемы с использованием точечного и контурно-штрихового методов. К сожалению, на них приведены не все пункты для некоторых видов, например для *Caragana jubata* (Pall.) Poir., *Swida alba* (L.) Opiz, упомянутых в монографии. Не совсем удачными оказались и подписи к картосхемам, как впрочем и к части рисунков с изображениями вегетативных и генеративных органов древесных растений. Под картосхемами всюду обозначено, что изображены «ареалы» видов, тогда как это лишь части их в пределах Сибири, иногда по площади крайне незначительные. Под соответствующими рисунками и черно-белыми фотографиями стоят лишь латинские названия видов, а наименования почти всегда отдельно представленных на одном и том же рисунке изображений цветков, плодов, их частей или других органов растений отсутствуют. Кстати орфография латинских наименований в тексте раздела «Обзор видов. . .» и в приведенном в конце книги (с. 378—383) «Списке растений арборифлоры Си-

бири» далеко не безупречна наряду с отмеченными неточностями при использовании применительно к видовым названиям и наименованиям синонимов полужирного и курсивного шрифтов, затрудняющих ориентацию в конспекте видов.

Вполне закономерным и последовательным является небольшой заключительный раздел «Эколого-географический анализ и происхождение арборифлоры Сибири» (с. 343—368). Здесь весьма интересны рассуждения автора о различных принципах классификации ареалов видов, хотя его высказывания о том, что противоречия между так называемыми географическими и генетическими классификациями не являются принципиальными (с. 344) далеко не бесспорны. Коропачинский в основу своей классификации положил, конечно, более надежный географический принцип — уже выделенные ранее (Ревердатто, 1948) типы ареалов — и сгруппировал виды по конфигурации их ареалов в подтипы. Последние подразделены автором монографии на эколого-географические группы, что и предопределило название этого довольно своеобразного анализа. Кроме того, автор попытался отыскать некоторые закономерности при сравнении экологических групп видов различных макропровинций Сибири, представителей биоморфогрупп различных типов ареалов и многое другое, что послужило основанием для ряда выводов по генезису дендрофлоры Сибири, которыми завершается монография. Здесь Коропачинский в качестве вспомогательного материала привлекает многочисленные палеоботанические данные.

В заключение отметим, что, несмотря на ряд недостатков, касающихся в основном оформления, труд Коропачинского по тщательности учета ботанико-географических исследований Сибири является образцовым дендрофлористическим сводом. Рецензируемая монография существенно обогащает наши знания об арборифлоре региона и, несомненно, займет достойное место в ряду дендрофлористических изданий в нашей стране.

А. Л. Лыпа, И. С. Ивченко.

Киевский государственный университет,
Институт ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Киев.

Получено 29 VIII 1983.

ХРОНИКА

УДК 002.704.31 : (0.63) : 58 (200) (476)

V ДЕЛЕГАТСКИЙ СЪЕЗД БЕЛОРУССКОГО РЕСПУБЛИКАНСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА (БРБО) (Минск, 27—28 X 1983)

S. Yu. YARMASHEVICH. THE Vth DELEGATE CONFERENCE OF THE BELORUSSIAN REPUBLICAN BOTANICAL SOCIETY (MINSK, 27—28 X 1983)

27—28 X 1983 в г. Минске состоялся V делегатский съезд БРБО, в работе которого приняли участие представители от 24 первичных секций БРБО из 11 городов и населенных пунктов БССР.

Съезд открыл вступительным словом президент БРБО академик АН БССР **И. Д. Юркевич**; затем были избраны руководящие органы съезда (президиум, секретариат и мандатная комиссия).

Съезд работал в течение двух дней. В первый день работы были заслушаны и обсуждены отчетный доклад о деятельности БРБО (докладчик ученый секретарь БРБО **В. С. Адерихо**) и доклад председателя ревизионной комиссии **Э. П. Ярошевич**.

В докладе **И. Д. Юркевича** и **В. С. Адерихо** была охарактеризована научно-организационная деятельность общества за прошедшие со времени IV съезда БРБО 5 лет. В обществе 582 члена ВБО; оно состоит из 26 секций, являющихся первичными территориальными или специализированными организациями, работающими при одном или нескольких учреждениях. БРБО объединяет ботаников 11 научно-исследовательских институтов, 11 вузов, 5 опытных станций сельского и лесного хозяйства, 2 заповедников и Белорусского лесоустроительного предприятия.

Центральные органы и секции оказывали содействие научно-исследовательской, общественно-педагогической и производственной деятельности учреждений, вели регулярную работу по повышению научной квалификации членов общества путем организации симпозиумов, семинаров, пропагандировали ботанические знания среди населения, содействовали внедрению достижений науки в производство, уделяли много внимания охране и рациональному использованию растительных богатств республики.

За истекшие 5 лет было проведено 21 заседание Президиума БРБО, из них 11 — совместно с Научным советом по проблеме «Биологические основы рационального использования и охраны растительного мира». При непосредственном участии БРБО состоялись 2 совещания (конференция по фенологическим исследованиям в Белоруссии и IX симпозиум микологов и лихенологов Прибалтики и Белоруссии); проведено расширенное заседание Совета БРБО и Научного совета по проблеме «Биологические основы рационального использования и охраны растительного мира», посвященное 100-летию со дня рождения академика В. Н. Сукачева.

Успешно осуществлялась издательская деятельность БРБО. За отчетный период вышло из печати 5 выпусков ежегодника «Ботаника» (XXI—XXV), совместно с библиотекой им. Я. Коласа изданы библиографические указатели по флоре и растительности Белоруссии за 1977—1980 гг. Осуществлялся книгообмен с отделениями ВБО и научными учреждениями.

В обсуждении отчетных докладов приняли участие И. Н. Рахтеенко, В. С. Гельтман, В. И. Парфенов, Ф. Н. Харитонович, В. С. Павлов, А. С. Шуканов, Н. В. Козловская, Б. И. Якушев, которые охарактеризовали деятельность общества, указали на недостатки, предложили новые направления работы общества.

Во второй половине дня были заслушаны доклады **И. Д. Юркевича** «Об основных итогах геоботанических исследований за 25 лет», **В. И. Парфенова** «Итоги и перспективы внедрения результатов ботанических исследований в народное хозяйство», **А. С. Вечера** «Современные представления о делении растительной клетки», **А. С. Шуканова** «Итоги и перспективы ботанических исследований в БГУ им. В. И. Ленина», **А. Г. Холодова** «Рациональные пути

решения белковой проблемы в растениеводстве», а также сообщение **В. С. Победова** о деятельности секции при БелНИИЛХ.

Во второй день работы съезда с докладами выступили кураторы секций: **Г. Ф. Рыковский** (секция флористики и систематики высших и низших растений), **В. С. Гельтман** (геоботаника), **Г. В. Вынаев** (охрана растительного мира), **Б. И. Якушев** (экофизиология), **Т. А. Сутакина** (морфология и анатомия растений), **А. С. Шуканов** (микология и фитопатология), **И. И. Паромчик, Н. А. Ламан** (физиология и биохимия растений), **А. Т. Федорук** (интродукция растений).

Затем была принята резолюция съезда, в которой показаны успехи и недостатки в деятельности БРБО, намечена конкретная программа деятельности общества на ближайшее время.

После выступлений были избраны Совет БРБО в составе 52 человек и ревизионная комиссия из 5 человек. Президентом общества единогласно избран академик АН БССР И. Д. Юркевич.

После работы съезда делегаты и гости приняли участие в ботанической экскурсии в Березинский государственный биосферный заповедник.

С. Ю. Ярмашевич.

Белорусское республиканское
ботаническое общество АН БССР,
Минск.

Поступило 30 I 1984.

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 002.704.315006.3 (477)

УКРАИНСКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО В 1983 г.

V. D. SAVITSKY. THE UKRAINIAN BOTANICAL SOCIETY IN 1983

В отчетном году несомненно крупнейшим событием в жизни украинских ботаников был VII делегатский съезд Всесоюзного ботанического общества, состоявшийся 10—14 V 1983 в г. Донецке. В успехе прошедшего форума советской ботаники немалый вклад УБО.

Основная работа в подразделениях проводилась согласно ранее опубликованному плану.

В центральной (Киевской) организации заседания проходили в семи секциях.

Секция флоры и растительности провела 9 заседаний, на которых было заслушано 19 докладов. Обсуждены результаты исследования таксономии отдельных групп высших растений, растительности Украины, ресурсов лекарственных растений, охраны природы и др. Особый интерес вызвали доклады о новых флористических находках (Т. Л. Андриенко, И. И. Сикура и др.).

Общее внимание привлекли выступления делегатов VII Всесоюзного съезда ВБО. Участники различных секций рассказали о современных исследованиях по основным направлениям отечественной ботанической науки.

Секция микологии и фитопатологии провела 8 заседаний. Заслушано 22 доклада и сообщения, посвященных биологии, систематике, анализу распространения грибов (И. А. Дудка, М. Ф. Смицкая, Л. В. Смык, Т. А. Мережко, С. П. Вассер и др.). Освещены различные вопросы морфогенеза шляпочных грибов (Л. Ф. Горовой), влияния патогенных грибов на жизнеспособность и продуктивность культивируемых растений (Р. В. Гелимбовская, В. П. Павленко и др.). С успехом прошла организованная членами секции городская выставка грибов.

Секция экологии и охраны растительности провела 3 заседания, на которых заслушано 6 докладов. В них затронуты вопросы влияния экологических факторов на урожайность культурных и дикорастущих растений (В. К. Коновальчук, А. И. Кушнир). Обсуждена возможность применения метода спектрометрии с целью определения экологических групп степной растительности (В. Б. Небесный).

На 8 заседаниях секции альгологии заслушано свыше 20 докладов, которые были посвящены современным и новым данным о водорослях водоемов-охладителей тепловых и атомных электростанций (Т. Ф. Шевченко и др.), сравнительной характеристике фикобилинсодержащих комплексов синезеленых водорослей (С. И. Лось). Рассмотрено состояние альготеки Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР (Н. А. Мошкова). Члены секции прочитали 37 научно-популярных лекций.

В секции цитологии, эмбриологии и анатомии растений на 5 заседаниях заслушано 5 докладов, в которых освещены вопросы ультраструктуры репродуктивных органов растений (С. П. Шпилевая, Н. В. Сидорова), функциональные особенности зародышевых мешков покрытосеменных растений (Е. К. Остапенко), цитохимии процессов оплодотворения (О. А. Хведынич) и др. Члены секции принимали активное участие в организации и проведении всесоюзного симпозиума «Половые клетки и оплодотворение покрытосеменных растений».

На заседаниях секции дендрологии и акклиматизации растений заслушано 10 докладов об эколого-биологических и декоративных особенностях интродуцируемых на Украине деревьев и кустарников (Н. Ф. Минченко, Г. Г. Гревцова). Обсуждены проблемы строительства ботанических садов и парков на Украине (С. И. Кузнецов), вопросы классификации типов цветения кустарниковых и древесных растений умеренного климата (В. К. Горб).

На 6 заседаниях секции физиологии растений заслушано 10 докладов. Обсуждены результаты исследований влияния низких температур на физиологические процессы растений (В. Д. Мануильский, Т. И. Трунова, Ю. П. Шалин, А. В. Брайон), проанализированы различные аспекты прорастания и созревания семян (Л. К. Островская, В. А. Берестецкий) и др. Члены секции прочитали 266 научно-популярных лекций.

Харьковское отделение провело 9 заседаний, на которых было заслушано 25 докладов и сообщений, рассмотрены организационные вопросы. Доклады посвящены вопросам биохимии культурных растений (В. И. Литвиненко), эмбриологии и гистологии (З. П. Коц, Л. М. Серая, Л. А. Оспищева), интродукции (Н. М. Прокопенко, С. П. Чередниченко). С интересом выслушаны доклады цветоводов (Н. Э. Хабибрахманова, Л. Н. Герасимчук, Н. М. Лубенская). О последствиях химической войны для мангровых лесов провинции Линь-Хай доложил гость из Вьетнама доктор Фан Нгуен Хонг. Харьковские ботаники уделяют большое внимание популяризации ботанических знаний.

Донецкое отделение в отчетном году провело большую организационную работу по подготовке и проведению VII съезда ВБО. Рекордным в этом году было число проведенных экскурсий (свыше 18 000). Члены отделения прочитали 25 научных докладов и сообщений. Значительная часть докладов посвящена вопросам рационального использования кормовых ресурсов Донбасса (Е. Н. Кондратюк, А. И.融 Хархота, А. З. Глухов, И. Т. Юрченко, Т. Т. Чуприна). Обсуждены также различные проблемы антропогенного воздействия на растительность и флору Донецкой обл. Донецкое отделение УБО приняло участие в организации и проведении 13 конференций, симпозиумов, совещаний. Заслуживает также высокой оценки широкая деятельность донецких ботаников по природоохранному воспитанию и распространению научных знаний среди населения.

На 10 заседаниях Днепропетровского отделения заслушано 14 докладов. Обсуждены биологические, экологические особенности древесно-кустарниковой растительности в условиях промышленной среды (Ю. И. Грицан, З. Н. Столяренкова, Н. К. Коваленко, А. И. Корытова). Подчеркнута роль степных лесов в выполнении Продовольственной программы СССР (А. Л. Бельгард, А. П. Травлеев). Моделированию продуктивности растительности пустынных экосистем посвящен доклад Ю. Б. Кирста. Члены отделения прочитали 207 лекций на ботанические темы для населения области.

Львовское отделение провело 8 заседаний, на которых прочитано 6 докладов. Были сделаны обзорные доклады современных популяционных исследований высокогорной флоры СССР (К. А. Малиновский), физиологии горных растений (С. О. Гребинский). Часть докладов посвящена структуре, продуктивности, экологии лесных и луговых экосистем Карпат, Малого Полесья (Л. И. Милкина, Б. А. Крок, В. Е. Лесничий, Д. В. Борсук). Члены отделения прочитали более 200 научно-популярных лекций, опубликовали 15 статей и заметок в газетах и журналах.

В Симферопольском отделении на 7 заседаниях заслушано 13 докладов и информационных сообщений. Значительная часть докладов посвящена эмбриологии, селекции, биохимии эфиромасличных культур (А. И. Аринштейн, Л. Ф. Савченко, В. С. Родов, М. К. Мананков). Проанализированы различные точки зрения на воспроизводство буковых лесов Крыма (В. Г. Мишнев), обсуждены результаты исследования взаимоотношений культурных и сорных растений в агрофитоценозах Крыма (Н. Е. Воробьев). Прослушаны информационные сообщения о работе съездов, конференций, совещаний. Члены Симферопольского отделения прочитали 105 научно-популярных лекций, выступали по радио и телевидению.

Каменец-Подольское отделение провело 7 заседаний, заслушано 13 докладов. Обсуждены проблемы охраны редких и исчезающих представителей флоры Хмельницкой обл. Члены отделения подготовили рекомендации по заповеданию двух ботанических объектов и описание парков Хмельницкой обл. (С. И. Ковальчук, О. Н. Клец, И. П. Зиль). На страницах газет они постоянно освещают вопросы охраны растительного мира области.

В Ялтинском отделении на 5 заседаниях обсуждены доклады по интродукции, цветоводству, цитоэмбриологии, анатомии и охране природы Южного берега Крыма (З. К. Клименко, Л. К. Щербатюк, И. В. Голубева и др.). Проведено 8 ботанических экскурсий в горные и предгорные районы Крыма для ученых различных ботанических центров страны.

Волынское отделение проводило работу в направлении популяризации ботанических знаний и охраны ценных ботанических объектов области. Члены отделения внесли значительный вклад в озеленение города и области, заложены новые коллекционные

участки с экзотами Китая, Дальнего Востока, Кавказа, создано экспериментальное поле студенческих участков, на которых выращиваются около 100 видов декоративных и лекарственных растений.

В Лубенском отделении на 4 заседаниях прочитано 7 докладов и сообщений. Обсуждались результаты всестороннего изучения и возделывания дикорастущих видов лекарственных растений (Т. М. Деревенская, С. С. Горлачева, Л. М. Ванярха и др.). Члены отделения опубликовали в периодической печати ряд статей, заметок, прочитали лекции, провели экскурсии, выступали по радио.

Ивано-Франковское отделение на 5 заседаниях обсудило результаты изучения лесных фитоценозов Карпат (П. Д. Маркив, В. И. Парпан, П. А. Трибун), итоги изучения лекарственных медоносных растений, ягодников Украинских Карпат (М. Е. Гайдукевич, Я. Д. Гладун). Рассмотрено состояние охраны природы в Карпатском регионе.

Члены отделения ведут большую работу по пропаганде ботанических, лесохозяйственных и экологических знаний, внедрению достижений науки в производство.

В Полтавском отделении на 6 заседаниях заслушано 6 докладов, посвященных вопросам эмбриологии, фитофизиологии, цветоводства, охраны природы. Члены отделения выступили в числе инициаторов и организаторов всесоюзной конференции «Проблемы повышения продуктивности черноземных почв» (Полтава, СХИ, сентябрь 1983 г.). Организована и проведена традиционная выставка «Человек и природа-83». Члены отделения с успехом выступили на выставке цветов, посвященной 40-летию освобождения Полтавы. С целью популяризации ботанических и природоохранных знаний среди населения прочитан цикл лекций, опубликованы научно-популярные статьи в газетах и журналах.

Черновицкое отделение. Состоялось 4 заседания, на которых заслушано 9 докладов и сообщений. В докладах освещены результаты генетических, физиологических исследований, затронуты проблемы охраны растительного мира Черновицкой обл. (В. И. Стефаник, С. С. Костышин, Ю. Г. Масикевич и др.). Члены отделения принимают активное участие в работе Университета природы, читают лекции по природоохранной тематике, участвуют в организации заповедников и заказников на Буковине.

Херсонское отделение провело 7 заседаний, на которых заслушано 15 докладов и сообщений. Рассмотрены вопросы физиологии, морфологии, флористики (Н. В. Москов, Л. С. Кирилова, О. И. Литвиненко, М. Ф. Бойко). Члены отделения выпустили буклет «Редкие и исчезающие виды растений Херсонской области», закончена работа над научно-популярным очерком «Растительный мир Херсонской области».

В Ужгородском отделении состоялось 8 заседаний, заслушано 11 докладов, посвященных исследованиям физиологии, анатомии, биоморфологии сосудистых растений. Обсуждались вопросы охраны исчезающих и малоизвестных представителей флоры Закарпатской обл. (В. И. Комендар, С. С. Фодор, В. Ю. Мандрик и др.). Члены отделения активно пропагандируют идеи охраны природы и рационального использования природных ресурсов, выступая на страницах областной, районной и республиканской печати, по радио и телевидению.

В Ворошиловградском отделении проведено 6 заседаний. Доклады составлены преимущественно по материалам исследований флоры и растительности области, влияния промышленного загрязнения среды, обсуждена динамика жизненных процессов в популяциях древесных растений (В. Р. Маслова, Р. Я. Исаева, А. Н. Серебрякова и др.). В плане пропаганды природоохранных знаний прочитано свыше 250 лекций, подготовлен сценарий телевизионного фильма для областного телевидения, проведены выступления в периодической печати, по радио и телевидению.

В Тростянецком отделении на 2 заседаниях обсуждались текущие организационные вопросы. Члены отделения принимали участие в пропаганде ботанических знаний. Опубликовано 17 статей в периодической печати, проведено 83 лекции и экскурсии.

Асканийская группа провела 3 заседания; заслушано 2 доклада. Члены группы участвовали в конференциях и семинарах по охране видов природной флоры, по проблемам интродукции растений.

В Запорожской группе проведено 6 заседаний, на которых прочитано 24 доклада и сообщения. Обсуждались результаты изучения отдельных групп лекарственных растений с точки зрения флористики, эмбриологии, охраны, а также методы их заготовки и хранения. Члены группы прочитали лекции в различных районах Запорожской обл. по вопросам охраны окружающей среды, рационального использования растительных ресурсов, по материалам Продовольственной программы СССР. Запорожские ботаники приняли актив-

ное участие в выставках цветов, в озеленении города, оказывали консультативную помощь по выращиванию отдельных лекарственных растений.

В Сумской группе на 5 заседаниях заслушано 10 сообщений. Бо́льшая их часть посвящена применению различных агротехнических приемов в выращивании плодовых и кормовых культур (В. И. Прасол, О. С. Водяник, А. И. Коваленко и др.,), а также вопросам анатомии, флористики и интродукции растений. Члены группы публиковали статьи в периодической печати, выступали по радио и телевидению.

В Тернопольской группе на 10 заседаниях заслушано 12 докладов и сообщений. Большинство докладов касалось вопросов изучения отдельных видов лекарственных растений, охраны природы региона (С. В. Зелинка, Б. П. Воляник, В. Е. Шиманская и др.). Члены группы прочитали для населения 194 лекции, проводили ботанические экскурсии.

В Белоцерковской группе на 4 заседаниях заслушано 8 докладов, в которых освещено влияние условий выращивания на анатомическое строение вегетативных органов кормовых растений (А. Д. Кудыма, Л. И. Онищенко). Заслушаны обзорные доклады по проблемам происхождения цветковых растений, сохранению редких и исчезающих видов флоры Белоцерковского р-на (Т. А. Остолецкая, Г. В. Кляшторна). Члены группы оформили демонстрационные стенды декоративных, редких растений флоры региона, приняли участие в городской выставке цветов и плодов и провели более 200 экскурсий.

В Уманской группе на 6 заседаниях обсуждено 17 докладов. Влиянию микроэлементов на качество и урожайность культурных растений посвящены доклады С. М. Гедзя, М. М. Будзановского, Е. З. Сенчук; по вопросам охраны и интродукции некоторых лекарственных растений выступили Н. Г. Гордиенко, Е. М. Корецкая. Обсуждались также актуальные проблемы физиологии, геоботаники, биоморфологии покрытосеменных растений. Разработан цикл лекций по природоохранной тематике и экологии, к чтению которых привлекаются студенты педагогического института.

В Мелитопольской группе на 10 заседаниях заслушано 13 докладов, в которых обсуждались физиолого-биохимические и анатомические особенности культурных растений (П. А. Комарницкий, С. С. Сизов, О. К. Диаковская, Е. И. Коробко, Г. И. Черевко). Другая часть докладов посвящена изучению флоры искусственных лесов (А. В. Яценко), водорослей малых рек и лиманов (С. П. Черевко, Г. С. Скрипко), флоры афилофоральных грибов Мелитопольской обл. (Е. С. Овсяникова). С докладами выступили также гости — известные ботаники А. Л. Бельгард и В. М. Шаларь. Члены группы опубликовали 9 научно-популярных статей, прочитали 89 лекций.

В Криворожской группе на 10 заседаниях прочитано 10 докладов. Обсуждена программа комплексных исследований техногенных биогеоценозов (И. А. Добровольский), рассмотрены способы фиторекультивации железисто-кварцитовых отвалов Криворожья (И. А. Комисар), анатомо-морфологические особенности растений в зависимости от ценотического окружения (Н. А. Щербак), подчеркнута роль сельскохозяйственной науки в реализации Продовольственной программы СССР (Г. Г. Бень). Члены группы опубликовали в газетах 4 статьи по вопросам охраны природы, прочитали 71 лекцию для населения.

Кременецкая группа — одна из недавно образованных групп в УБО. Состоялось 7 заседаний, на которых заслушено 14 докладов и сообщений. Большинство из них посвящено изучению, рациональному использованию, приумножению и охране природных богатств Кременецких гор (В. М. Черняк, Е. П. Бурчинская, А. Р. Щирба и др.).

При активном участии членов группы закладывается дендропарк, возрождается один из старейших на Украине Кременецкий ботанический сад. Для населения района прочитано 25 лекций, опубликованы статьи в периодической печати, осуществлены выступления по радио.

Нежинская группа на 4 заседаниях заслушала 6 сообщений по флоре высших и низших растений (К. А. Семенихина, И. М. Солдатова). Рассмотрено образование клубеньков бобовыми растениями в природных группировках Черниговского Полесья (Н. П. Туник). В сообщении В. С. Белокопытовой проанализировано антропогенное влияние на растительность Черниговского Полесья. Создано учебное пособие «Полипредметный принцип природоохранного образования» (И. И. Гордиенко и др.). Члены группы провели 8 экскурсий и прочитали 84 научно-популярные лекции.

В Раховской группе на 3 заседаниях прочитано 5 докладов и сообщений. Обсуждались проблемы охраны редкостных фитоценозов и отдельных исчезающих видов растений в регионе (Г. Г. Лазуткин, Д. Д. Сухарюк), а также частные вопросы промышлен-

ного лесоводства. На природоохранные темы прочитана 21 лекция, опубликован ряд статей в периодической печати.

В Хомутовской группе состоялось 3 заседания. На них рассмотрены вопросы охраны байрачных лесов Центрального и Восточного районов байрачной степи Украины, охраны уникальных фитоценозов заповедника «Хомутовская степь». Обсуждались критерии для определения коэффициента антропогенности ландшафта.

Черниговская группа провела 6 заседаний прочитано 5 докладов и сообщений. В них обсуждалось влияние радиоактивного облучения на биологическую продуктивность и физиологические особенности интродуцируемых древесных растений (И. Г. Дерий), физиологические и биологические особенности дикорастущих и культивируемых растений в условиях климата Черкасской обл. (И. А. Шутенко, З. С. Диденко, А. А. Гичко). Проблема редкостных и исчезающих растений Черкасской обл. затронуты в докладе А. Н. Моляко. Для учителей были прочитаны 36 лекций, опубликовано несколько научно-популярных статей.

Нижневоротская группа на 4 заседаниях обсудила 6 докладов, преимущественно посвященных изучению флоры и растительности западной части Закарпатья и проблемам их охраны (О. П. Крысь, Г. И. Биган, И. В. Вайнагий). Рассмотрены также вопросы семенной продуктивности и всхожести семян лекарственных и сорных растений (В. С. Ющак, С. С. Лищук). На протяжении года члены секции прочитали для населения 24 лекции по ботанической и природоохранной тематике; выступали по радио, опубликовали 12 статей в периодической печати.

Винницкая группа на 4 заседаниях обсудила 4 доклада, посвященных проблемам охраны растительного мира, изучению дикорастущей флоры Винницкой обл. (А. М. Каминский), рассмотрела также научные направления работ Винницкой лесной опытной станции (О. Н. Орлов). Члены группы прочитали 17 лекций для учителей по вопросам охраны и изучения растений Подолии.

Информация о работе в 1983 г. Одесского и Житомирского отделений УБО не получена.

Издательская деятельность Общества состояла в публикации статей о работе УБО и VII съезда УБО в союзном и республиканском ботанических журналах. Издан план работы УБО на 1983 г. Оказана активная помощь в издании программы и материалов VII съезда ВБО. Члены Общества опубликовали более 900 научно-популярных статей и заметок в периодической печати.

На конец 1983 г. в УБО состоит 2142 человек, в 1983 г. в число членов Общества принято 158 человек. Коллективными членами Общества являются 13 организаций.

В марте на пленуме Совета Общества были обсуждены итоги работы Общества за 1982 г. и доклад Ревизионной комиссии. В 1983 г. состоялось 3 заседания Президиума Совета УБО, на которых рассматривались организационные и финансовые вопросы, предпринимались необходимые организационные меры по подготовке VII съезда ВБО.

Наиболее важным и актуальным направлением в деятельности УБО в отчетном году была активная пропаганда природоохранных и ботанических знаний среди населения республики. Члены Украинского ботанического общества провели свыше 18 тыс. экскурсий, прочитали свыше 5 тыс. лекций. Для популяризации ботанических знаний активно использовались все средства массовой информации.

В. Д. Савицкий.

Украинское ботаническое общество,
Киев.

Получено 13 II 1984.

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

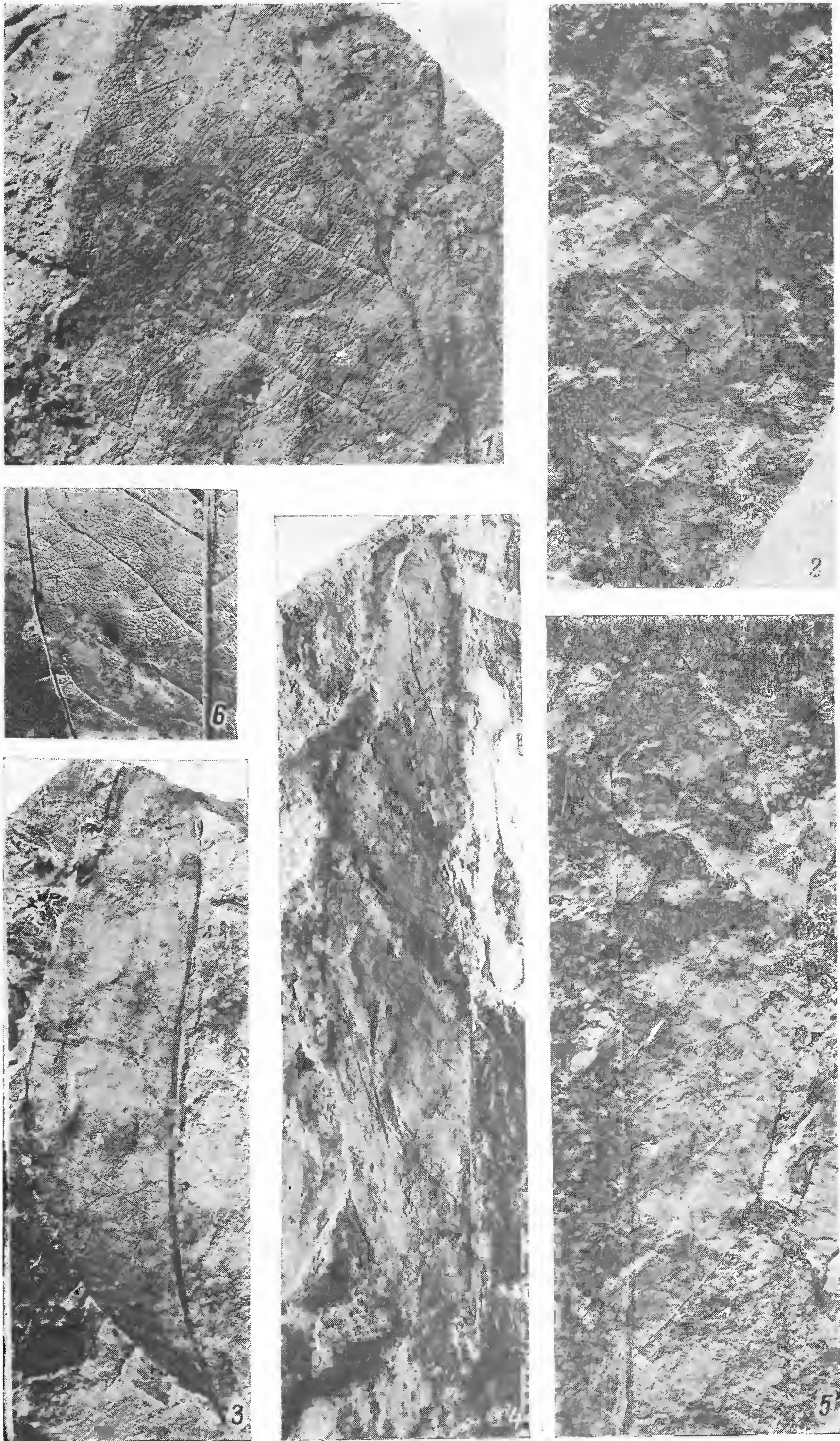
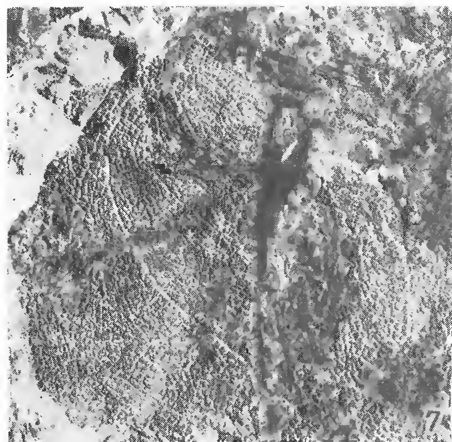
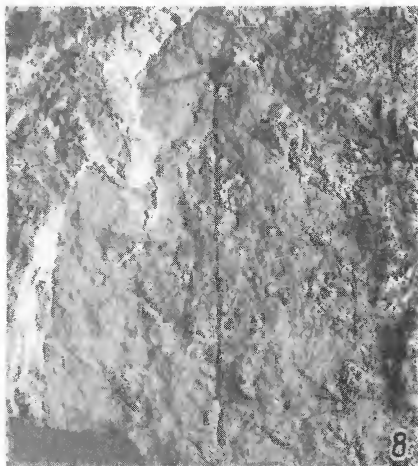


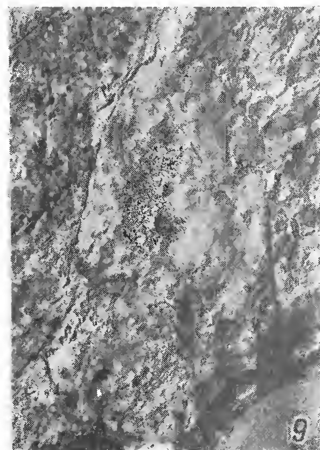
Рис. 2. *Persea pliocenica* (*1—5*, *7—11*) и современный вид *P. indica* (*6*, *12*).

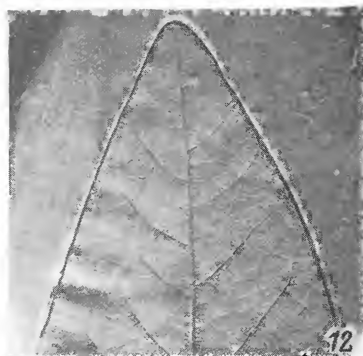
1 — обр. 671, ×3; *2* — обр. 671; *3* — обр. 437; *4* — обр. 451; *5* — обр. 706; *7* — обр. 448, ×3; *8* — обр. 448 *9* — обр. 88а; *10* — обр. 88; *11* — обр. 88, ×3; *6*, *12* — оттиск гербарного образца на пластилине.

1/2I Зак. 1708









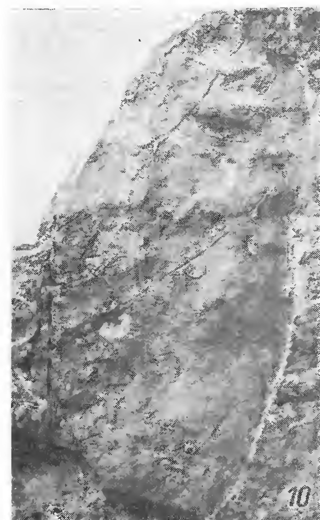




Рис. 2 (*продолжение*).

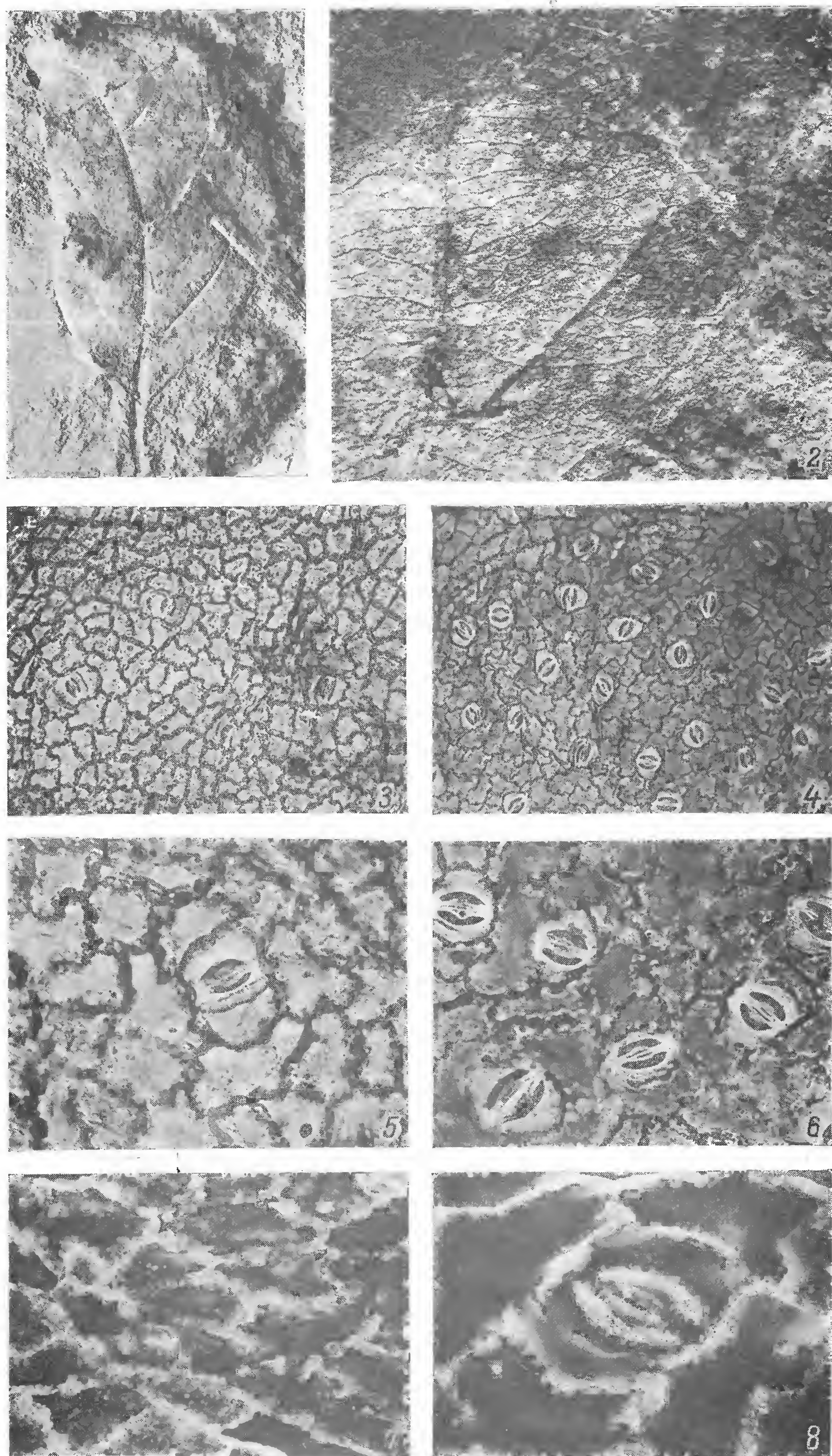


Рис. 3. *Ocotea pashkovii*, голотип, обр. 800.

1 — отпечаток листа; *2* — его деталь, ×2.5; *3* — кутикула верхней стороны листа, ×170; *4* — кутикула нижней стороны листа, ×170; *5* — кутикула верхней стороны листа, ×420; *6* — кутикула нижней стороны листа, ×420; *7* — кутикула верхней стороны листа, JSM 35C, ×400; *8* — кутикула нижней стороны листа, JSM 35C, ×850.





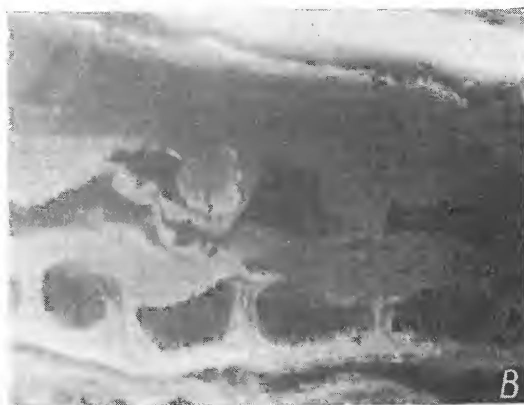


Рис. 2. Поверхность семени.

А — *Aconitella hohenackeri*, ×180; *Б* — *Aconitum ranunculoides*, ×180; *В* — *Aconitella hohenackeri*, строение семенной кожуры, ×1800.

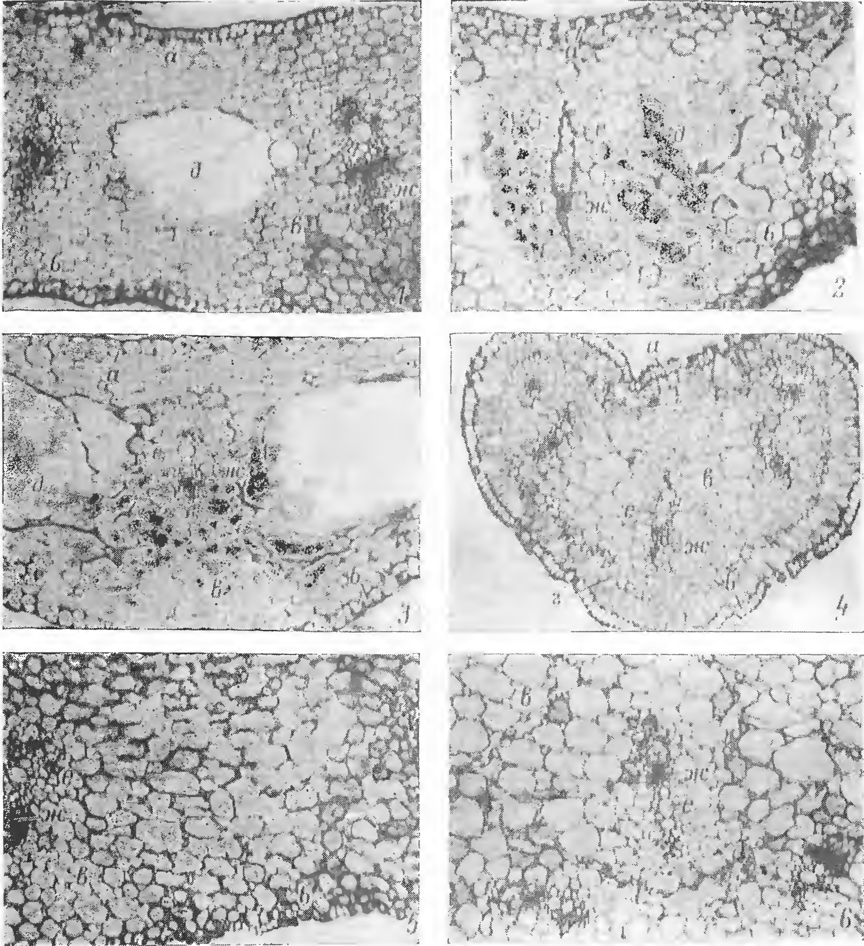
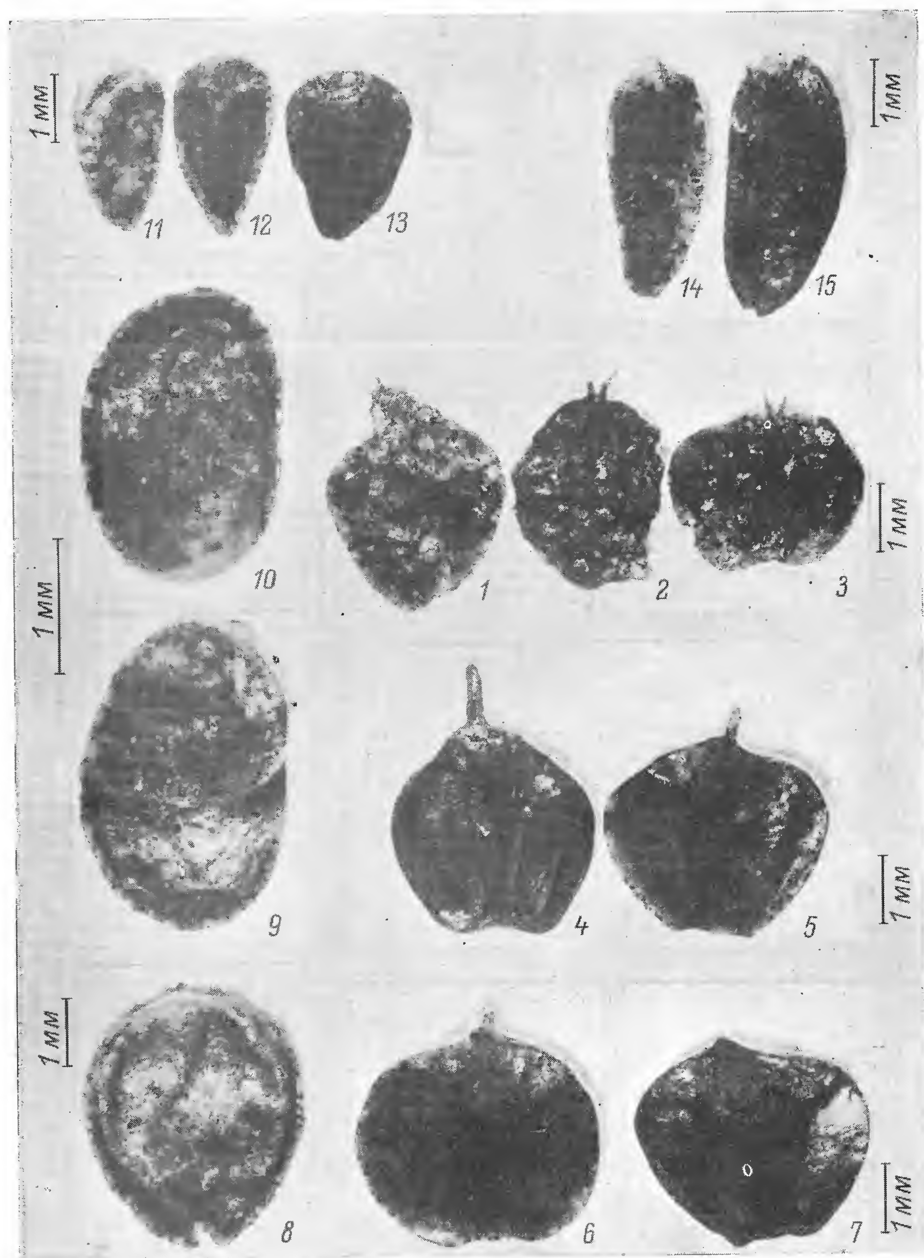


Рис. 3. Строение листа.

1 — *Cyrtanthus ochroleucus*, *2* — *Lycoris albiflora*, *3* — *Nerine bowdenii*, *4* — *N. filifolia*, *5* — *Eucharis subedentata*, *6* — *E. grandiflora* (12.5×12.5); *а* — верхняя, *б* — нижняя эпидерма, *в* — паренхимные, *г* — палисадные клетки ассимиляционной ткани, *д* — полости, *е* — ксилема, *ж* — флоэма.

К ст. К. П. Проскурина стр. 1372



1—3 — *Alnus* cf. *barbata*, ископаемые плоды, Кама; *4—7* — *A. barbata*, современные плоды, Абхазия; *8* — *Corispermum* cf. *orientale*, плод, Дутово; *9*, *10* — *Ajuga reptans*, плод (*9* — вид со спинной стороны, *10* — с брюшной, Кама); *11—13* — *Ballota* cf. *nigra*, плоды, Кама; *14*, *15* — *Carduus acanthoides*, плоды, Кама.

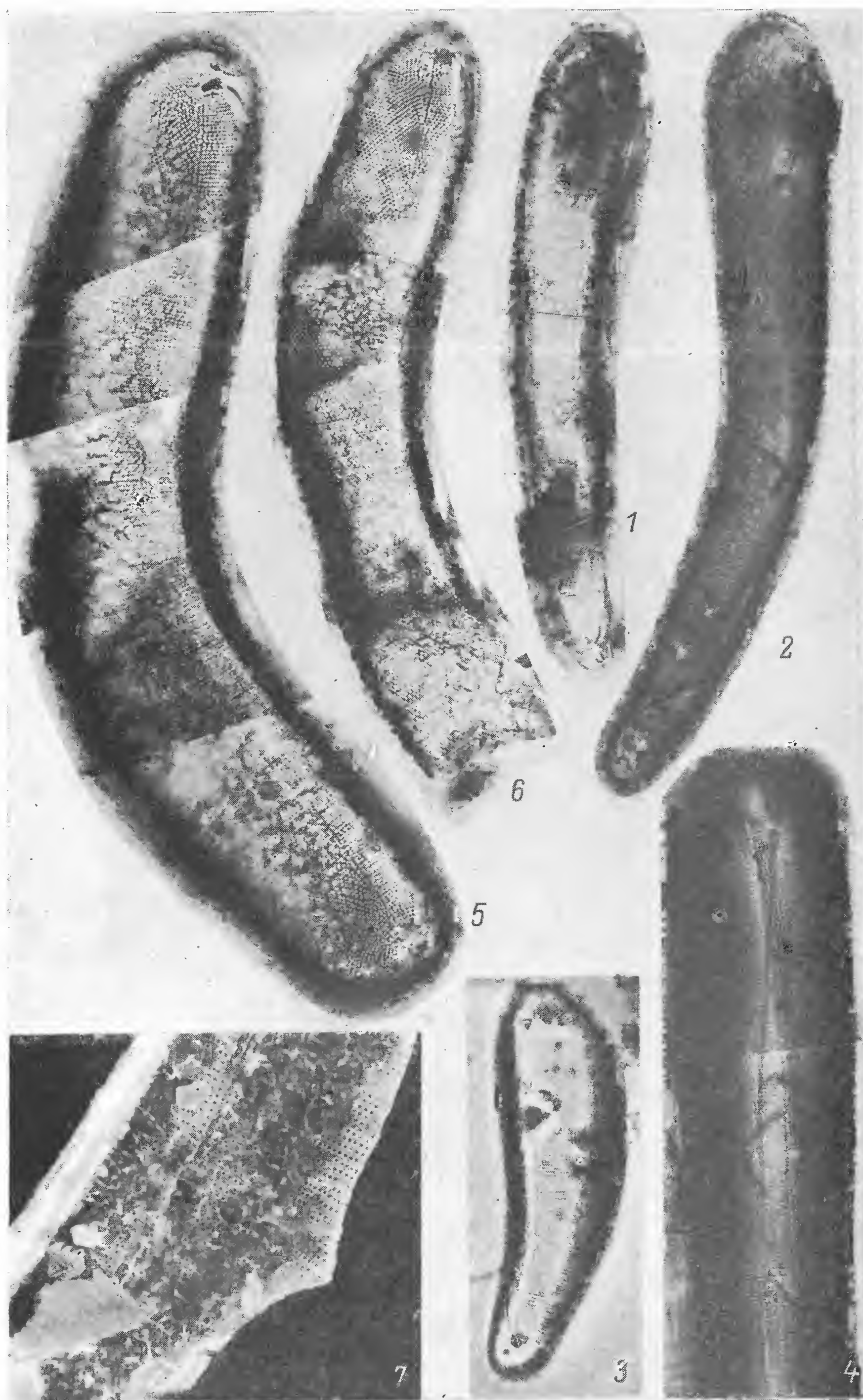


Рис. 1.

1—4 — Actinella penzhica; *5—7 — Eunotia maculata*. Увел.: *1* — 540; *2*, *4* — *6* — 900; *3* — 990; *7* (СЭМ) — 1260.

К стр. 1407

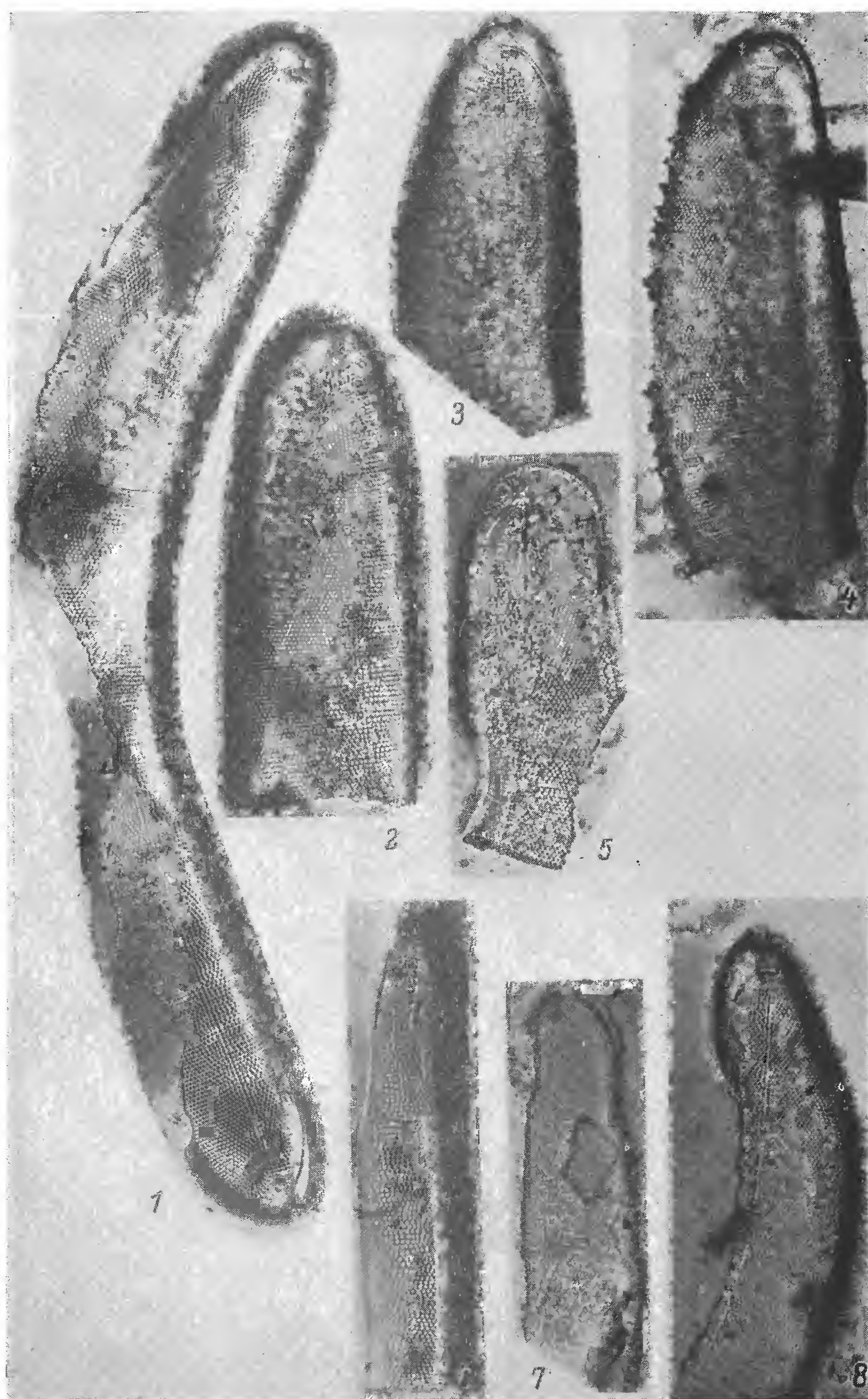


Рис. 2.

1—8 — *Eunotia maculata*. Увел.: *1—6*, *8* — 900; *7* — 540.

Зав. редакцией *М. П. Тулина.* Технический редактор *Г. А. Смирнова.*
Корректоры *Т. А. Бравая* и *Н. Г. Каценко*

Сдано в набор 9.07.84. Подписано к печати 16.10.84. М-30924. Формат бумаги 70×108 1/16.
Бумага № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 12.60 + 0.70 вкл.
Усл. кр.-отт. 13.83. Уч.-изд. л. 15.23. Тираж 2192. Тип. зак. 1708

Издательство «Наука», Ленинградское отделение. 199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»,
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

1 р. 90 к.

Индекс
70056

Ботанический журнал, 1984, т. 69, 10, 1297—1440